# BAU UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE

DER

# MAKROSPOREN

VON

# ISOËTES UND SELAGINELLA

## UND IHRE BEDEUTUNG FÜR DIE KENNTNISS DES WACHSTHUMS PFLANZLICHER ZELLMEMBRANEN.

---

Inaugural-Dissertation

der

mathematischen und naturwissenschaftlichen Facultät

der

**Kaiser-Wilhelms-Universität zu Strassburg**

zur

**Erlangung der Doctorwürde**

vorgelegt von

**Hans Fitting.**

---

Mit zwei Tafeln.

---

**1900.**

# Inhalts-Uebersicht.

# Bau und Entwickelungsgeschichte der Makrosporen von Isoëtes und Selaginella und ihre Bedeutung für die Kenntniss des Wachsthums pflanzlicher Zellmembranen.

Von

**Hans Fitting.**

Hierzu zwei Tafeln.

## Einleitung.

Die Entwickelungsgeschichte der Archegoniatensporen und der Pollenkörner ist trotz der vielen, zum Theil eingehenden Arbeiten, die diesen Gegenstand behandeln, nur ganz lückenhaft bekannt. Bei sehr vielen Gattungen ist sie überhaupt noch nicht oder doch wenigstens in neuerer Zeit noch nicht untersucht, bei fast allen anderen ist sie nur theilweise, nur hinsichtlich der Anlage und der Ausbildung der Sporenhäute studirt worden; aber von kaum einer Art kennen wir sie in allen Einzelheiten. Dass durch eine Vertiefung unserer bisherigen Kenntnisse in diesem Gebiete noch manche interessante Thatsachen, vor allem auch neue Aufschlüsse über das Wachsthum der Zellmembranen gewonnen werden können, dürfte aus den in dieser Arbeit mitgetheilten Untersuchungen wohl hervorgehen.

Sie beziehen sich in erster Linie auf die Makrosporen der *Isoëtes*arten, deren Entwickelung bisher nur sehr wenig eingehend untersucht worden ist. Ich sah mich bald veranlasst, meine Aufmerksamkeit nicht bloss der Entstehung und Ausbildung der Membranen, sondern auch dem Verhalten des Plasmakörpers zuzuwenden. Mein höchstes Interesse erregten sehr eigenthümliche Jugendstadien, in denen der sehr substanzarme, zur regelmässigen Kugel gerundete Plasmakörper innerhalb der Spore dem unbefangenen Auge wie plasmolysirt erscheint, die von dieser Plasmakugel abgehobenen Sporenhäute aber dennoch — sogar sehr intensiv — weiterwachsen. Der Wunsch, in ein Verständniss dieses Membranwachsthums einzudringen, veranlasste mich, auch bei anderen Gattungen nach dem Vorkommen solcher Zustände zu suchen. In der That waren ganz ähnliche Entwickelungsstadien schon für einige *Selaginella*arten in einer im Jahre 1894 erschienenen Arbeit von Heinsen (I) beschrieben worden. Da ich aber die Richtigkeit zahlreicher, sehr wichtiger Angaben dieses Autors bei einem Vergleich mit den jugendlichen *Isoëtes*sporen von vornherein bezweifeln musste, und da meine Beobachtungen an lebendem Material wesentlich von den seinigen abwichen, so entschloss ich mich, auch bei einigen Selaginellen die gesammte Entwickelungsgeschichte der Makrosporen zu verfolgen. Leider musste ich es mir vorläufig versagen, noch andere Gattungen in den Kreis meiner Untersuchungen zu ziehen.

## Untersuchungsmethoden.

Bei vielen neueren Arbeiten über die Entwickelungsgeschichte der Sporen und Pollenkörner ist ausschliesslich, oder fast ausschliesslich Alcoholmaterial verwendet worden. Bei der Fixirung in diesem Medium lassen sich infolge des Reichthums der jugendlichen Sporenmembranen an Wasser und infolge der Zartheit der entsprechenden Entwickelungsstadien der Sporen Schrumpfungen niemals ganz vermeiden, durch die die genaue Untersuchung sehr erschwert, ja unmöglich gemacht werden kann. Deshalb habe ich die Entwickelungsgeschichte, so weit als irgend möglich, in allen Einzelheiten zunächst an lebensfrischen Sporenanlagen in physiologischer Kochsalzlösung oder in Wasser verfolgt.

Um jeden Zweifel an der normalen Beschaffenheit des Untersuchungsmaterials auszuschliessen, berücksichtigte ich in erster Linie die in Deutschland spontan wachsenden Species, die ich mir von ihren ursprünglichen Standorten beschaffen konnte, wo sie nach meinen Beobachtungen in den letzten Jahren stets reichlich reife und keimfähige Sporen producirt hatten, sodann im Freien cultivirte, erst in dritter Linie Treibhauspflanzen, da bei manchen von ihnen infolge des Mangels der Lebensbedingungen ihrer Heimath erfahrungsgemäss Anomalien vorkommen. Da ich des Vergleiches wegen eine Anzahl solcher Arten nicht ganz entbehren konnte, so wählte ich, obwohl schon aus der Kenntniss der als normal erwiesenen Entwickelungsgeschichte der deutschen Species auf die Beschaffenheit der Sporenanlagen jener hätte geschlossen werden können, doch nur solche zur Untersuchung aus, bei denen es mir gelang, nachzuweisen: 1. dass sie überhaupt normale, inhaltsreiche Sporen hervorbringen, und 2. dass sich solche thatsächlich aus den beobachteten Jugendstadien weiter entwickeln.

Erst in zweiter Linie habe ich, zur Kontrolle meiner Beobachtungen an Schnitten und zur Feststellung von Einzelheiten, fixirtes Material untersucht, an dem nunmehr die durch die Conservirungsflüssigkeiten hervorgerufenen Veränderungen sofort erkannt und berücksichtigt werden konnten.

Zur Fixirung wurden Alcohol, Sublimat 1—2% und Chromosmiumessigsäure nach Flemming mit gleich gutem Erfolge verwendet. Zur Anfertigung von Schnitten wurden die mit Wasser gut ausgewaschenen Objecte vorsichtig in Alcohol von steigender Concentration — von 10 zu 10 oder von 20 zu 20% — entwässert, sodann in Xylol oder Chloroform übertragen und in Paraffin eingebettet. In den sehr wasserreichen Membranpartien konnten selbst bei sehr vorsichtiger Behandlung Schrumpfungen niemals ganz verhindert werden. Die mit dem Mikrotom hergestellten, meist 5—10 μ dicken Schnitte wurden entweder mit Wasser oder mit Eiweissglycerin nach P. Mayer aufgeklebt.

Zum Nachweis der Kerne bewährte sich sehr das Hämalaun nach P. Mayer. Es lieferte sofort differenzirte Bilder.

Von den übrigen Reagentien möchte ich hier nur zwei Gruppen besprechen, die mir bei der Untersuchung des Baues und der Entwickelungsgeschichte der Zellmembranen sehr wichtige Dienste geleistet haben, um keine Zweifel darüber aufkommen zu lassen, welche Bedeutung ich den mit ihnen ausgeführten Reactionen beimesse, nämlich die Cellulosereagentien und die, seit Mangin's Arbeiten (hauptsächlich I und II) für Membranuntersuchungen so werthvoll gewordenen Pectinreagentien. Ich verwendete conc. und verdünnte Schwefelsäure, verdünnte Kalilauge, Kupferoxydammoniak[1]); von Jodpräparaten:

[1]) Ich stellte es dar, indem ich den mit Ammoniak in einer Kupfersulfatlösung erzeugten und mit Wasser ausgewaschenen Niederschlag in möglichst wenig Ammoniak auflöste. Das Reagens blieb mehrere Wochen brauchbar.

Jod und Schwefelsäure (2 Vol. $H_2SO_4$ + 1 Vol. $H_2O$), Chlorcalciumjod nach Zimmermann (I, S. 138), das ich, entsprechend den Angaben Mangin's (III, S. 423), wirksamer fand, als das gebräuchliche Chlorzinkjod; von Farbstoffen: Kongoroth, Benzoazurin in schwach mit KOH alkalisch gemachtem Bade einerseits, Rutheniumroth[1]), Methylenblau und Safranin andererseits.

Ich will hier nicht die Frage erörtern, ob es möglich ist, mit diesen Reagentien mit Sicherheit festzustellen, ob eine Membran aus »Cellulose« besteht oder nicht[2]): Zum mikrochemischen Nachweis der Pectinstoffe sind sie jedenfalls, trotz der gegentheiligen Annahme Mangin's, nicht ausreichend, schon deshalb nicht, weil diese Körper makrochemisch noch viel zu wenig bekannt sind, als dass sie mikrochemisch sicher erkannt werden könnten (vergl. z. B. auch Pfeffer I, S. 481). Die Unlöslichkeit in Kupferoxydammoniak sowie die Gelbfärbung mit Jodpräparaten kommt auch manchen Membranen zu, die sicher keine Pectine enthalten, und die Farbreactionen sind nach allem, was wir wissen, weit entfernt davon, uns sichere Aufschlüsse zu gewähren[3]).

Die Bedeutung der Pectinreagentien für die Zellhautforschung besteht also vorläufig nicht darin, dass mit ihrer Hülfe das Vorhandensein bestimmter, chemisch wohl definirter Körper in der Membran festgestellt werden kann, sondern lediglich in der Möglichkeit, nachweisen zu können, dass viele Membranen nicht allein oder überhaupt nicht aus Cellulose bestehen, dass sich vielmehr an ihrem Aufbau Substanzen mit sehr verschiedenen Eigenschaften betheiligen.

Diese Gesichtspunkte leiteten mich bei dem Gebrauch dieser Reagentien, die der Kürze halber im Folgenden in allen Fällen, wo sie sämmtlich angewendet wurden, als Cellulose- und Pectinreagentien bezeichnet sind.

---

## I.

## Bau der reifen Makrosporen der Isoëtesarten.

Die Gestalt, die Oberflächensculptur und die Grössenverhältnisse der Makrosporen sind von den Autoren, die sich um die Systematik der Gattung *Isoëtes* verdient gemacht haben, vor allem von Alexander Braun (I), Durieu de Maisonneuve (in Motelay et

[1]) Nach meinen Erfahrungen tritt die Färbung mit Rutheniumroth in physiologischer Kochsalzlösung meist nicht ein.

[2]) Es scheint fast, als wäre dem nicht so: Nach Reiss (I) und E. Schulze (I, S. 411) verhalten sich die Hemicellulosen (= Reservecellulosen) mikrochemisch, namentlich gegenüber Kupferoxydammoniak und Jodpräparaten, wie die Cellulose. E. Schulze (II, S. 62) hält an dieser Angabe fest, obwohl Gilson (I, S. 434) den Nachweis zu liefern gesucht hatte, dass nur die eigentliche Cellulose sich mit Chlorzinkjod violett färbe, die Reservecellulosen aber ungefärbt blieben. Die Ansicht des ersteren Autors ist, wie es scheint, neuerdings z. B. von Grüss (I) wieder bestätigt worden.

[3]) So sagt z. B. van Wisselingh (I, S. 676 ff.) bei Besprechung der Pectinfarbstoffe: er habe das Färben bald aufgegeben, weil einerseits von einem Farbstoff verschiedene Körper tingirt würden, andererseits Substanzen, die sonst Farbstoffe stark speicherten, sich in gewissen Fällen gar nicht oder nur schwach färbten.

Vendryès I) und Engelmann (I) für alle Species sehr genau untersucht worden, weil die in dieser Beziehung vorkommenden Verschiedenheiten sich vortrefflich zur Unterscheidung der habituell äusserst ähnlichen Arten eignen. Es ist mir deshalb nicht möglich, dem Bekannten wesentlich Neues hinzuzufügen[1]).

Die Makrosporen aller Arten sind nach kugeltetraëdrischem Typus gebaut: sie haben die Gestalt von niedrigen dreiseitigen Pyramiden mit schwach gewölbten Pyramiden- oder Scheitelflächen und fast kugelig gewölbten Basalflächen. Die ersteren werden von einander durch die drei, im Scheitelpole der Spore sich vereinigenden Scheitelkanten, von der Basalfläche durch die drei Randkanten getrennt. Alle diese Kanten springen als mehr oder weniger hohe Leisten über die gewölbten Flächen der Spore vor, die Scheitelkanten meist sehr stark, z. B. bei *J. Tegulense* und *velatum*, jedenfalls immer stärker als die Randkanten, die bei einigen Arten nur als feine Linien angedeutet sind, z. B. bei *J. Perralderianum*, *Malinvernianum*[2]) und *Engelmanni*.

Abgesehen von den Leisten sind die Makrosporen der meisten Arten mit Ausnahme einiger südamerikanischer, in Wasser lebender Species (z. B. *J. Karstenianum*, nach A. Braun I, S. 592 auch *J. Lechleri* und *socium*, bei denen sie ganz glatt sind)[3]) bekanntlich mit sehr verschiedenartigen Verzierungen geschmückt.

Ihre Grösse liegt bei allen Arten zwischen $^1/_3$ und $^4/_5$ Millimeter. Durch Kleinheit fielen mir unter den untersuchten Arten auf die von *J. Perralderianum*, *tenuissimum* und *adspersum* mit 0,34—0,42 mm, durch besondere Grösse die von *J. Durieui* und *J. Malinvernianum* (0,7—0,85 mm). Sie sind bei *I. echinosporum* nach meinen Messungen 0,53 bis 0,6 mm, bei *I. hystrix* 0,55—0,6 mm und bei *I. velatum* 0,5—0,65 mm gross.

Während der Sporendurchmesser bei den meisten Species nur um $^1/_{10}$—$^2/_{10}$ mm variirt, ist er bei einigen in ein und demselben Sporangium grösseren Schwankungen unterworfen, so z. B. bei *I. melanopodum*, bei dem er 0,25—0,42 mm beträgt[4]), ferner bei *I. Tegulense*, dessen Sporen nach Braun (I, S. 594) 0,3—0,55 mm gross sind. Bei *J. Durieui* fand ich in den Sporangien aller untersuchten, von den verschiedensten Standorten stammenden Exemplare zwischen den normalen, annähernd gleichgrossen eine grosse Menge kleiner, verkümmerter, inhaltsleerer Sporen, deren Vorkommen darauf zurückzuführen ist, dass sich in jeder Mutterzelle nur zwei Anlagen normal entwickeln, während die beiden anderen in der Entwickelung zurückbleiben und steril werden.

Die Farbe der trockenen Makrosporen ist bei fast allen Arten weiss oder weissgrau,

---

[1]) Ich untersuchte reife Makrosporen von folgenden 19 Arten: 1. *lacustre* L., 2. *echinosporum* DR., 3. *velatum* A. Br., 4. *Tegulense* Gennari, 5. *setaceum* Bosc., 6. *adspersum* A. Br., 7. *Perralderianum* DR., 8. *Boryanum* DR., 9. *tenuissimum* Boreau, 10. *Malinvernianum* Ces. et D. Ntrs., 11. *hystrix* D. R., 12. *Durieui* Bory, 13. *Schweinfurthii* A. Br., 14. *Tuckermani* A. Br., 15. *saccharatum* Engelm., 16. *riparium* Engelm., 17. *Engelmanni* A. Br., 18. *melanopodum* J. Gay u. DR. und 19. *Karstenianum* A. Br.

Wegen Abbildungen sei auf die Monographie von Motelay et Vendryès verwiesen, in der auf zehn Tafeln die reifen Makrosporen von 24 Arten ziemlich naturgetreu abgebildet sind.

[2]) In der Abbildung der Makrosporen dieser Art in Motelay et Vendryès' Monographie (I, Taf. 8, Fig. 1) fehlen die Randkanten vollständig. Sie sind aber stets deutlich als feine Linien zu erkennen.

[3]) Vollständig glatt sind sie nach von Klinggraeff (I, S. 20) und Caspary (I, S. 24 ff.) auch bei einer in einigen Seen Westpreussens gefundenen Form von *J. lacustre*: f. *leiosporum*, die durch Uebergänge mit dem typischen *J. lacustre* verbunden ist (vergl. auch Luerssen, I, S. 855).

[4]) Die Angabe bei Motelay et Vendryès (I, S. 373): »Elles [les macrospores] varient très peu en diamètre« ist nicht richtig. Schon Engelmann wies bei dieser Art auf die bedeutenden Grössenunterschiede der Sporen hin. Meine Messungen stimmen durchaus mit den seinigen überein.

nach A. Braun (I, S. 594): »bei einigen Arten aber abweichend, braun bis braungrau« (*I. tripus*, *I. Gardnerianum* und *Boryanum*), nach Engelmann (I, S. 383) schwarz bei *I. melanosporum* Engelm. —

Durch die Farbe sowie vor allem durch die Sprödigkeit der Membranen, die dem Messer beim Schneiden sehr bedeutenden Widerstand entgegensetzen, wird die Frage nach deren chemischer Beschaffenheit nahegelegt. Schon Bischoff (I, S. 88) vermuthete, dass die harte, weisse, höckerig-körnige Kruste, die die Spore überzieht, »aus kohlensaurer Kalkerde« bestehe, »da sie mit Salzsäure aufbraust und von derselben aufgelöst wird«, ebenso Schleiden (I, S. 84) und Rabenhorst (I, S. 331). Roeper (I, S. 125) und Hofmeister (I, S. 126) wiesen jedoch nach, dass diese Schicht durch Säuren nicht unter Kohlensäureentwickelung gelöst wird. Die meisten anderen Autoren, von denen die Sporenwand untersucht worden ist, haben sich, mit Ausnahme Tschistiakoff's, mit ihrer chemischen Zusammensetzung nicht beschäftigt, obgleich ihnen deren Sprödigkeit und glasartige Beschaffenheit beim Schneiden als ein die Untersuchung sehr erschwerendes Hinderniss unangenehm auffiel: so A. Braun (I, S. 592), Kienitz-Gerloff (I, S. 786), Farmer (I, S. 131; II, S. 306; III, S. 54) und Campbell (I, S. 236). Tschistiakoff stellte in einer wenig beachteten Arbeit (I, S. 210), allerdings nur für *I. Durieui*, fest, dass die Sporen stark verkieselt sind. Sie besitzen: »un episporium entièrement incrusté de silice, comme s'il était formé de silice pure: j'ai pu en faire l'analyse qualificative et je suis persuadé que c'est de la vraie silice.«

Ohne Kenntniss dieser Angabe drängte sich mir schon bei der ersten Untersuchung von *I. lacustre* dieselbe Vermuthung auf. Thatsächlich sind die Sporenhäute aller von mir untersuchten Species sehr stark verkieselt. Das erscheint bemerkenswerth, weil bisher Archegoniatensporen mit solchen Membranen fast ganz unbekannt waren. Nur Leitgeb (I, S. 26; II, S. 250) giebt für *Corsinia marchantioides* an, dass das »Perinium« (I, S. 26) »ungemein stark verkieselt ist« (II, S. 250): »man erhält durch Glühen am Platinblech die prächtigsten Skelette«[1]). Ich erhielt dagegen von geglühten Sporen nur in geringer Menge eine grau gefärbte Masse, die hier und da noch die Sculptur des Periniums erkennen liess, muss aber hervorheben, dass mir nur Alcoholmaterial zur Verfügung stand, an dem ich nicht feststellen konnte, ob die Sporen schon völlig reif waren.

Die durch Glühen mit Schwefelsäure auf dem Platinblech oder in Chromschwefelsäure erhaltenen, opak weiss gefärbten Kieselskelette der *Isoëtes*sporen, an denen die Oberflächensculptur stets vollständig erhalten bleibt, bestehen, wie die Untersuchung in Wasser oder Glycerin lehrt, aus zwei Schichten: einer äusseren Schale, die ein dünnes, meist gefaltetes Kieselhäutchen umschliesst. Die äussere Schicht ist bei einigen Arten ziemlich dünn, z. B. bei *I. echinosporum* und *I. Engelmanni*, bei anderen dagegen, wie z. B. bei *I. Malinvernianum*, *I. Durieui* und *hystrix* sehr dick, so dass zu ihrer Zertrümmerung — desgl. auch zu der der unversehrten Sporen, die sich wie rauhe Kieselkörnchen anfühlen — ein gewisser Kraftaufwand erforderlich ist. Die starke Verkieselung dürfte den Sporen einen wirksamen Schutz gegen Thierfrass und Angriffe von Pilzen gewähren.

Die Skelette sind in den gebräuchlichen Mineralsäuren, sowie auch in Kalilauge vollständig unlöslich, leicht löslich dagegen in Flusssäure und beim Glühen mit kohlensauren und kaustischen Alkalien.

---

[1]) Am Schlusse der Arbeit (I) sagt Leitgeb bei der Zusammenfassung seiner Untersuchungsergebnisse verallgemeinert, dass das »Perinium« der Lebermoose verkieselt sei, ohne *Corsinia* zu nennen (S. 104); im speciellen Fall finde ich aber nur bei dieser Gattung eine entsprechende Angabe.

Organische Substanzen fehlen in den verkieselten Membranen nicht. Auf ihrer Anwesenheit dürfte es beruhen, dass diese Hautschichten an lebenden oder in Alcohol conservirten Sporen im Gegensatz zu den Skeletten durch kalte Flusssäure nur äusserst langsam angegriffen werden: selbst nach 24 Stunden war nur ein Theil der Kieselsäure gelöst. Dieselbe Erfahrung machte Kärner (I, S. 266) an verkieselten Pflanzenhaaren. In heisser Flusssäure ist sie nach einer Viertelstunde verschwunden, ohne dass von den betreffenden Schichten organische Substanzen zurückblieben, die wahrscheinlich auch von der Säure zerstört werden.

Von Kalilauge werden diese Membranen sehr stark angegriffen, ganz reife Sporen haben meist nach 48 Stunden schon ihre gesammte Kieselsäure verloren, die also in der Wand vielleicht als Hydrat enthalten ist. Die Skelette werden dagegen, wie gesagt, in Kalilauge nicht verändert.

Auch die Mikrosporen der untersuchten *Isoëtes*species [1]) sind stark verkieselt, weniger stark die Makrosporen vieler Arten der Gattung *Selaginella*, am stärksten, wie es scheint [2]), die der zur Abtheilung der Articulaten gehörigen. Ein — allerdings im Verhältniss zu denen der *Isoëtes*sporen dünnes — Kieselskelett erhielt ich durch Glühen der Sporen von *S. Galeottii* und *scandens*, ferner von *S. inaequalifolia*, *erythropus* Spr. und *helvetica*, bei welch letzterer es nur aus einem unmessbar dünnen Häutchen besteht; dagegen konnte ich in den Sporenmembranen von *S. spinulosa* keine Spur von Kieselsäure nachweisen.

## Bau der Sporenwand.

Ueber den Bau der Sporenwand liegen in der Litteratur schon zahlreiche Angaben vor, allerdings nur für *I. lacustre* und *I. Durieui*. Schon Bischoff erkannte, dass sie aus mehreren — drei — Hautschichten besteht. Die Sporen sind (I, S. 71) »mit einer harten, weissen, höckerig-körnigen Kruste überzogen, welche im trockenen Zustande ein kalkartiges Ansehen hat, leicht abspringt und sich in unregelmässige Stücke und Körner zertheilt, worauf die dünne, durchscheinende, gelbliche und glatte Sporenhaut zum Vorschein kommt«. Nach vorsichtiger Entfernung dieser Membranen (S. 78) wird noch eine innere, zarte, bräunlich gefärbte Haut sichtbar, die den Inhalt umgiebt: ohne Zweifel die von mir als Mesospor bezeichnete Schicht. Mettenius fand ausser diesen drei Membranen, die er (I, S. 269) beschrieb, noch eine vierte (II, S. 689; III, S. 16), das Endospor. Hofmeister (I, S. 125 ff.) nannte die beiden äusseren, schon von Bischoff beobachteten Häute »Exospor«, eine Bezeichnung, die von A. Braun beibehalten wurde, und stellte fest, dass die innere Schicht desselben aus zwei Lamellen besteht, die sich beide an der Bildung der Scheitel- und Randkanten betheiligen und sich chemisch wie die Exinen der Pollenkörner verhalten. Unrichtig ist die Angabe, dass die äussere Schicht, von ihm als »Gallertschicht« bezeichnet und beschrieben, »von Mineralsäuren und ätzenden Alkalien rasch zerstört« wird. Wahrscheinlich hat er, wie auch aus der Abbildung (Taf. II, Fig. 1) hervorgeht, nur unreife Sporen unter-

---

[1]) In den übrigen Theilen der *Isoëtes*pflanze kommen Kieselkörper, wie es scheint, nur bei ganz wenigen Arten vor, so z. B. in dem das Gefässbündel umgebenden Parenchym der Blattbasis von *I. Durieui* und *I. hystrix*. Bei der ersteren Species wurden sie schon von Tschistiakoff (I, S. 208) beobachtet.

[2]) Ich habe die Sporen von nur wenigen Arten auf Verkieselung prüfen können. Herbarmaterial ist zu solcher Untersuchung wenig geeignet, da nicht festzustellen ist, ob zur Zeit der Konservirung die etwa vorhandenen Makrosporen schon völlig reif waren. Die Verkieselung tritt, wie bei den *Isoëtes*sporen, erst kurz vor der Reife ein.

sucht. A. Braun (I, S. 592 Anm. 2) machte die Beobachtung, dass die Verzierungen »ihren Sitz lediglich in der eigenthümlichen, leicht zerbrechlichen, äussersten Lage des dreischichtigen Exosporiums« haben. Sehr wesentlich gefördert wurde die Kenntniss von dem Bau der Wand durch Tschistiakoff, vor allem durch das Studium ihrer Entwickelungsgeschichte. Er nannte zum ersten Male (I, S. 210) die an das Plasma angrenzende Haut, die als aus Cellulose bestehend erkannt wurde, Endospor und trennte die äusserste, zerbrechliche, krustenartige Schicht vom Exospor, die er als Epispor bezeichnete. Weiter wurde von ihm ganz richtig erkannt, dass das braune Exospor aus mehr als zwei Schichten besteht: er unterschied deren fünf, weil er auch das Mesospor zu dieser Membran rechnete und die Trennungsfläche zwischen beiden Häuten als besondere Schicht betrachtete. Die neueren Arbeiten, die mit Hülfe des Mikrotoms ausgeführt sind und sich nur auf die reifen Sporen beziehen, haben keine weiteren Gesichtspunkte für die morphologische Bewerthung der einzelnen Membranen erbracht. Farmer (I, S. 131; II, S. 306; III, S. 54) unterscheidet wie Tschistiakoff ein Epispor, Exospor und Endospor; das Exospor soll aus drei Schichten bestehen, von denen jedoch die beiden äusseren nicht immer leicht zu erkennen sind, »frequently not easily distinguishable as separate coats« (I, S. 131). Campbell (I, S. 236) giebt, für *J. echinosporum*, nur an, dass die Sporenwand aus »several layers« besteht, deren äusserste er Epispor nennt.

Nach meinen Untersuchungen besteht die Sporenwand bei allen Arten[1]) aus vier Hauptschichten:

1. dem stark verkieselten, glasig spröden Perispor[2]);
2. dem bei den meisten Species in drei Lamellen gespaltenen, dunkelbraun gefärbten Exospor;
3. dem Mesospor, einer sehr dünnen Membran von bräunlicher Farbe, die sich sehr leicht vom Exospor ablösen lässt;
4. dem aus Cellulose bestehenden Endospor.

Meine Gründe für diese Bezeichnung der Häute können erst im entwickelungsgeschichtlichen Theil der Arbeit erörtert werden.

1. Das **Perispor** (Taf. I, Fig. 1 *per*) erscheint an den Mikrotomschnitten in Wasser als eine dunkelgraue, feingekörnelte — in Glycerin als vollkommen glasartig durchsichtige —, hier und da in scharfkantige Splitter zerbrochene, die ganze Oberfläche der Spore gleichmässig überziehende Hautschicht, die bei den einzelnen Arten sehr verschiedene Dicke besitzt: Sie ist besonders stark entwickelt bei *I. Durieui* (15—25 μ), ferner bei *I. velatum* und *Malinvernianum* (7—10 μ), schwächer z. B. bei *I. Engelmanni* und *echinosporum*. Ihr sind aussen als Verdickungen die die Verzierungen der Sporen bildenden Höcker, Warzen etc. aufgesetzt. Ueber den vom Exospor gebildeten Tetraëderkanten erheben sich auf ihr hohe, gratartige Leisten. Die Innenkontur des Perispors ist nur bei wenigen Arten glatt — abgesehen

[1]) Das Schneiden der Sporen aus freier Hand mit dem Rasirmesser ist, wie schon erwähnt, wegen der starken Verkieselung der Membranen sehr schwierig. Brauchbare Schnitte erhielt ich dagegen mit dem Mikrotom von Sporen, die in Paraffin mit hohem Schmelzpunkt (58°) eingebettet waren. Die Sporen müssen vollständig von dem Paraffin durchtränkt sein. Mikrotomschnitte wurden von mir von den reifen Sporen folgender zehn Arten hergestellt: 1. *I. Durieui*, 2. *hystrix*, 3. *lacustre*, 4. *velatum*, 5. *setaceum*, 6. *Boryanum*, 7. *Malinvernianum*, 8. *Engelmanni*, 9. *melanopodum*, 10. *Karstenianum*.

[2]) Ich halte es für zweckmässig, die Zusammensetzungen mit — spor nur für die Sporenhäute der Archegoniaten — incl. Gymnospermen —, die mit — inium nur für die Pollenhäute der Angiospermen zu verwenden.

von den Species ohne alle Verzierungen, wie z. B. *I. Karstenianum*, bei *I. Malinvernianum*, *Boryanum* und *melanopodum* —, bei den meisten entsprechen den Höckern, Warzen, Leisten aussen kleine Einkerbungen innen, in die das Exospor eingreift, dessen Oberfläche infolgedessen meist ein annäherndes Abbild von den Verzierungen auf jenem giebt. Die Angabe A. Braun's (I, S. 592 Anm. 2), dass die Verzierungen lediglich ihren Sitz im Perispor haben, trifft also für die meisten Arten nicht zu, vollends nicht bei Berücksichtigung der Entwickelungsgeschichte. Die Verbindung zwischen Peri- und Exospor ist ziemlich innig: von der Aussenfläche dieser Haut ragen bei den meisten untersuchten Species, aber z. B. nicht bei *I. Karstenianum*, senkrecht in das Perispor (vergl. Taf. I, Fig. 1) zahlreiche, kleine, krystallartige Stäbchen von hellbrauner Farbe, die in den Einkerbungen meist besondere Länge erreichen, in den tiefen, durch die Tetraëderkanten hervorgerufenen Furchen aber stets ganz fehlen. Sie verhalten sich gegen Reagentien ebenso wie das Exospor.

In dem Perispor ist die Hauptmasse der Kieselsäure enthalten: die dicke äussere Schale der Kieselskelette rührt von dieser Membran her. Die chemische Beschaffenheit der in ihr enthaltenen organischen Substanzen konnte ich nicht ermitteln, da bei Auflösung der Kieselsäure kein organisches Skelett zurückblieb. Mit Jodchlorcalcium färbt es sich gelbbraun; Methylenblau wird intensiv gespeichert. An halbreifen Sporen, die noch nicht verkieselt sind, giebt es sowohl die Cellulose- wie auch die Pectinreactionen.

2. Das **Exospor** (Taf. I, Fig. 1 *ex*) ist eine meist 15—25 μ — bei *I. setaceum* nur 10—12 μ — dicke, an den Sporenkanten mehr oder weniger kamm- oder leistenförmig vorspringende, braun gefärbte Hautschicht, deren Aussenfläche, wie schon erwähnt, entweder glatt oder mit kleinen Vorsprüngen versehen, deren Innenfläche stets glatt ist. Die Sporenleisten kommen durch eine erhebliche Verdickung dieser Membran zu Stande. Bei vielen Arten, namentlich solchen mit dickem Exospor, besteht sie aus drei nicht scharf gegen einander abgegrenzten Lamellen, von denen die mittelste weniger dicht ist als die äussere und innere. Sie lassen sich weder an den reifen noch auch an den jugendlichen Sporen auf irgend eine Weise von einander trennen. Sie sind nicht bei allen Arten in gleicher Weise ausgebildet. Es kommen alle Uebergänge vor zwischen Exosporien, die deutlich aus diesen drei Lamellen bestehen, und solchen, an denen keinerlei Schichtenbildung zu erkennen ist. Bei *I. Durieui* (Taf. I, Fig. 1) ist die mittlere, weniger dichte Zone verhältnissmässig breit: 2—3 μ dick, viel schmäler ist sie bei *I. velatum*, ausserordentlich dünn bei *I. setaceum*, nur als feine Linie angedeutet und nur in den Sporenleisten, in denen diese Lamelle stets besonders breit ist, noch deutlich ausgebildet bei *I. melanopodum*, überhaupt nur noch in den Leisten nachweisbar als weniger dichte Zwickel bei *I. Karstenianum*, sie fehlt vollständig den durch Grösse ausgezeichneten Sporen von *I. Malinvernianum*, die ein verhältnissmässig dünnes Exospor besitzen.

Das Exospor umschliesst bei sämmtlichen Species, wie sich an dünnen Schnitten feststellen lässt, unzählige, kleine, krystallartige, der Oberfläche parallel gelagerte Stäbchen von dunkelbrauner Farbe, die in der mittleren Zone ziemlich locker, in den beiden anderen sehr dicht aneinander gelagert sind. Gegen Reagentien verhält es sich ebenso wie die Exosporien anderer Sporen: Von conc. oder verdünnter Schwefelsäure wird es nicht angegriffen; ebensowenig von conc. oder verdünnter Kalilauge, selbst nach mehrmaligem Aufkochen konnte ich an den Schnitten keine Cerinsäurereaction erhalten. Es nimmt aber in KOH eine ausgesprochen gelbe bis gelbbraune Färbung an. Kuprammoniumoxyd ist ohne jede erkennbare Wirkung. In conc. Chromsäure wird es nach kurzer Zeit, momentan beim Erwärmen, gelöst, noch schneller in Chromschwefelsäure. Auch beim Erwärmen mit Salpeter-

säure und Kaliumchlorat erfolgt rasche Lösung. Die Jodpräparate färben seine Schichten intensiv dunkelbraun, Alkannatinctur ruft keine Färbung hervor, auch konnte ich an dünnen Schnitten keine Doppelbrechung nachweisen.

Das Exospor verhält sich also ähnlich wie bei anderen Sporen durchaus abweichend von typischen verkorkten und kutisirten Membranen. Abgesehen von der leichten Löslichkeit in Chromsäure und in dem Schulze'schen Macerationsgemisch weicht es auch dadurch von den eigentlichen Kutinmembranen ab, dass es gelösten Stoffen leicht den Durchtritt in das Sporeninnere erlaubt, wie ich bei Besprechung der Entwickelung zeigen werde. Es ist also nicht wohl angängig, diese Hautschicht als »kutisirt« zu bezeichnen. Ich werde im Folgenden die in ihr enthaltenen Körper, die das eigenthümliche Verhalten bedingen, in Ermangelung eines passenderen Ausdrucks inkrustirende Substanzen nennen.

Auch das Exospor ist verkieselt, aber nur in seinen äussersten Schichten. Bei Zusatz von Chromschwefelsäure werden die zuerst deutlicher werdenden Stäbchen desselben gelöst, es bleibt nur eine dünne Kieselhaut übrig, die dem dünnen verkieselten Häutchen in den Skeletten entspricht. An geglühten Mikrotomschnitten (Taf. I, Fig. 2) bildet dieses eine dünne, dem Perispor überall anliegende Schicht [1]).

3. Das **Mesospor** (Taf. I, Fig. 1 *mes*) ist eine meist ausserordentlich dünne, nur 1—2 μ dicke — etwa doppelt so dick fand ich es nur bei *I. Karstenianum* —, wenig auffällige Membran von bräunlicher Farbe, die dem Exospor anliegt, ohne aber mit ihm — weder im jugendlichen, noch im erwachsenen Zustand — jemals fest verbunden zu sein. Es zieht sich daher stets von diesem zurück, wenn Sporen in wasserentziehende Flüssigkeiten gelegt werden; es bleibt, wenn die äusseren Membranen der reifen Sporen zersprengt werden, als eine den Plasmakörper umhüllende Haut erhalten. Reagentien gegenüber verhält es sich wie das Exospor. Kieselsäure ist in ihm nicht vorhanden.

Das in Flächenansicht stets fein gekörnelt erscheinende Mesospor bietet ein besonderes Interesse dadurch, dass es bei einer Reihe von Arten mit zahlreichen spindelförmigen Tüpfeln versehen ist. Nach meinen Untersuchungen (vergl. Anm. 1 S. 8) ist diese Eigenthümlichkeit beschränkt auf folgende im Mittelmeergebiet wachsende Species: *I. velatum*, *Tegulense* [2]), *Perralderianum*, *tenuissimum*, *Boryanum* und *adspersum*, die, wie es scheint, in nahen verwandtschaftlichen Beziehungen zu einander stehen. Sie fehlt bei *I. setaceum*, das auch sonst von der *I. velatum*-Gruppe abweicht (A. Braun, I, S. 622), ebenso bei *I. Malinvernianum*, das dieser Gruppe ganz fern steht. Aber bei *I. hystrix* und *Durieui* tritt sie wiederum auf. Man kann nach Grösse und Gestalt der Tüpfel zwei Typen unterscheiden: 1. den von *I. Durieui* (Taf. I, Fig. 3) und *I. hystrix*, 2. den von *I. Boryanum*, dem alle übrigen Arten angehören. Die in Flächenansicht spindelförmigen Tüpfel von *I. Durieui* sind nur 11—12 μ lang und etwa 5 μ breit; sie fallen aber schon bei schwacher Vergrösserung wegen ihrer dunkelbraunen Farbe auf. Bei starker Vergrösserung sind sie hier und da netzartig gefeldert (Taf. I, Fig. 4). Die des anderen Typus sind wesentlich grösser, 18—30 μ lang und 7—10 μ breit, und nur wenig dunkler gefärbt wie das übrige Mesospor. Man kann an ihnen stets deutlich eine feine, gitterartige Querstreifung erkennen. Sehr merkwürdig ist bei beiden Typen ihre Verbreitung auf dem Mesospor. Sie fehlen überall,

---

[1]) Die Schnitte wurden mit Eiweiss auf ein Deckglas geklebt und über der Flamme einige Zeit geglüht, die Skelette sodann in Wasser untersucht.

[2]) Bei *I. Tegulense* beobachtete ich auch Sporen ohne Tüpfel; es waren meist die kleineren Sporen (vergl. S. 8).

wie sich an unverletzten reifen Sporen, die einige Tage in Chloralhydrat gelegen haben, mit schwacher Vergrösserung leicht feststellen lässt, auf breiten Streifen unter den Scheitelkanten vollständig, infolgedessen auch unter dem Scheitel der Sporen, sind dagegen unter den Randkanten vorhanden und zwar ebenso häufig wie auf der Basalfläche. Aus der Entwickelungsgeschichte geht hervor, dass diese tüpfellosen Streifen die Theile des Mesospors sind, die im Jugendzustand dauernd dem Exospor anlagen, während die getüpfelten Partien lange Zeit hindurch von dieser Hautschicht getrennt waren. Bemerkenswerth ist ferner, dass auf den Scheitelflächen der Spore die Längsaxen der Tüpfel sämmtlich den Randkanten parallel gerichtet sind[1]), während sie auf der Basalfläche alle möglichen Winkel mit einander bilden. Die Tüpfel haben auf dieser überall annähernd dieselbe Grösse, auf jenen sind sie in der Mitte am grössten und werden gegen die freien Streifen und den Sporenscheitel hin immer kleiner. Neben den einfachen spindelförmigen findet man hier und da auch — besonders häufig bei *I. tenuissimum* — solche mit drei zugespitzten Enden. Bei *I. Boryanum*, wo sie besonders dicht stehen, kommen auch bisquitartige Figuren mit zugespitzten Enden vor. Ueber ihren Bau habe ich an reifen Sporen bisher, trotz vieler Bemühungen, keine volle Klarheit gewinnen können. Selbst sehr dünne Schnitte durch das Mesospor gaben wegen dessen geringer Dicke niemals klare Bilder. An sehr gut gelungenen Querschnitten durch noch nicht ganz reife Sporen von *I. Durieui*, deren Mesospor noch nicht braun gefärbt war, konnte ich mit Hülfe eines Apochromaten hier und da feststellen, dass die spindelförmigen Gebilde eine ziemlich dicke Schliesshaut besitzen (Taf. I, Fig. 5), jedoch nur an solchen, die keine aufgeworfenen Ränder haben, was bei allen Arten meist der Fall ist. Bei diesen werden die Schliesshäute wahrscheinlich durch die etwas vorgequollenen Schichten des angrenzenden Endospors verdeckt. Es ist jedoch nicht ausgeschlossen, dass die Tüpfel lediglich partielle Vorwölbungen des Mesospors sind, da sie in Färbung und gitterartiger Querstreifung vollständig mit drei, den Scheitelkanten entsprechenden Streifen übereinstimmen, die sicher nur durch eine geringe Vorwölbung des Mesospors entstanden sind[2]).

Mit dem Mesospor innig verbunden ist

4. Das **Endospor** (Taf. I, Fig. 1 *en*). Es ist als eine stark lichtbrechende, völlig homogene, 4—6 μ dicke Haut leicht zu erkennen, die aus Cellulose besteht. Nach Quellung in Kupferoxydammoniak wird an ihr Streifung und Schichtung sichtbar. Gegen das Plasma der Spore wird sie durch ein ausserordentlich dünnes, an Schnitten kaum zu erkennendes Häutchen abgegrenzt, das fest mit den Celluloseschichten verbunden ist und die Pectinreactionen giebt. Es lässt sich nach Auflösung der Celluloselamellen durch Kupferoxydammoniak leicht mittelst Jodchlorcalcium oder Methylenblau sichtbar machen. In Kalilauge verändert es sich nicht, wird auch nicht gelb gefärbt.

## Inhalt der Sporen.

Von den Autoren, die sich in neuerer Zeit mit den reifen Makrosporen der *Isoëtes*arten beschäftigt haben (Farmer, I, S. 131; Campbell, I, S. 236), werden übereinstimmend

---

[1]) Sie fehlen bei *I. Perralderianum* auf diesen Flächen fast ganz.

[2]) Eine gewisse Aehnlichkeit besteht vielleicht zwischen den Tüpfeln der *Isoëtes*sporen und den von Leitgeb (I, S. 25) für die »Exine« (vergl. S. 26 in meiner Arbeit) von *Corsinia marchantioides* beschriebenen Poren. Bei anderen Sporen sind ähnliche Gebilde bisher meines Wissens nicht bekannt geworden.

für *I. lacustre* und *echinosporum* als Inhaltsbestandtheile aufgeführt: Protoplasma, Protëinkörner, Oeltropfen und Stärkekörner. Dagegen giebt Hofmeister (I, S. 126) für *I. lacustre* an: »Der Inhalt der reifen Sporen verhält sich optisch und chemisch wie ein Gemenge von Oel und Eiweiss.«

Nach meinen Beobachtungen besteht der Inhalt der völlig reifen Sporen von *I. Durieui* und *I. lacustre* aus Protoplasma, in das sehr zahlreiche kleinere und grössere Oeltropfen und kleine Körner, wohl Protëinkörper eingelagert sind. Stärkekörner, vor der Reife in grosser Menge vorhanden, fehlen vollständig, wie mit Jodchlorcalcium und Chloralhydrat leicht festzustellen ist. Dagegen fand ich solche, allerdings nur in geringer Menge, neben den anderen genannten Reservestoffen in den reifen Sporen von *I. echinosporum*.

Das Oel färbt sich mit Osmiumsäure braunschwarz, mit Alkannatinctur intensiv roth, mit alcoholischer Jodlösung gelb und mit Jodchlorcalcium rothbraun. Durch Xylol oder Chloroform wird es gelöst. Es bleiben an seiner Stelle Hohlräume, die dem Plasma ein schaumiges Aussehen geben (Taf. I, Fig 1 *pl.*).

---

## II.

## Entwickelungsgeschichte der Makrosporen von Isoëtes.

Die Resultate meiner Untersuchungen, die sich über die ganze Entwickelung der Makrosporen, von der Anlage der Mutterzellen an, erstrecken, stimmen bei allen Arten — *I. Durieui*, *lacustre*, *hystrix*, *echinosporum* und *velatum* — im Wesentlichen überein. Das Material von *I. lacustre* verschaffte ich mir aus dem Titisee, wo diese Art in grosser Menge wächst, das von *I. echinosporum* aus dem Feldsee im Schwarzwalde. Durch Untersuchung einer Anzahl Exemplare am Titisee selbst konnte ich mich davon überzeugen, dass sich die Sporenanlagen während des Transports von dort nach Strassburg in keiner Weise veränderten. *I. Durieui*, *hystrix* und *velatum*, die in der Nähe von Rom und bei Algier im Sommer 1898 und im Frühjahr 1899 gesammelt worden waren, werden im botanischen Garten der Universität Strassburg in Töpfen im Kalthaus cultivirt. Die italienischen Pflanzen hatte Prof. Pirotta wiederholt zu übersenden, die algerischen Prof. Graf zu Solms-Laubach zu sammeln die Güte. Alle Individuen entwickelten sich bisher durchaus normal und producirten in Menge reife inhaltsreiche Sporen.

Ueber die Zeit der Sporenbildung sei für die genannten Arten hier folgendes bemerkt: *I. lacustre* beginnt im Titisee seinen Jahrestrieb etwa Ende Mai. Zunächst werden eine Anzahl — 1—6, je nach der Grösse der Exemplare — steriler Blätter mit kleiner Spreite ohne oder mit sterilbleibenden Sporangienanlagen gebildet. Die ersten Blätter mit Makrosporenmutterzellen in den Sporangien findet man etwa Mitte Juni. Die Bildung neuer Blätter und die Entwickelung der Mutterzellen geht nun sehr schnell vor sich: Ende Juni sind schon in den fertilen Sporangien der ältesten Blätter Sporen mit abgehobenen Membranen zu finden. Je nach der Grösse der Individuen ist die Zahl der Makrosporangialblätter verschieden: sie beträgt bei kleinen etwa 6—8, bei grossen 10—20 oder mehr. Sie entwickeln sich sämmtlich sehr schnell bis Mitte Juli. Alsdann sind meist schon Blätter mit Mikrosporangialanlagen vorhanden; die Makrosporen der ältesten Blätter haben fast ihre

definitive Grösse erreicht: ihr Plasmakörper nimmt an Masse zu, ja die Bildung des Endospors ist schon im Gang. Anfang August pflegen die Makrosporen der innersten Blätter etwa ebenso weit zu sein, die der äussersten sind schon ziemlich inhaltsreich, aber noch lange nicht als reif zu bezeichnen. Die Reife tritt im Schwarzwald erst während der Herbstmonate ein.

*I. echinosporum* verhält sich ganz ähnlich wie *I. lacustre*, jedoch beginnt, wenigstens in dem hoch gelegenen Feldsee, die Entwickelung etwa $^1/_2$ bis 1 Monat später. Während die Stämme von *I. lacustre* noch bis in den Herbst hinein mit den Blättern der vergangenen Vegetationsperiode besetzt sind, sind diese bei *I. echinosporum* schon im Winter und Frühjahr abgestossen worden.

*I. Durieui* und *hystrix* fangen im Kalthaus etwa Ende September bis Anfang October an auszutreiben. Die Ausbildung der Makrosporangialblätter dauert, wie bei *I. lacustre*, $1^1/_2$ bis 2 Monate. Die Sporen reifen ebenfalls erst sehr viel später. Wie bei *I. echinosporum* sind die Blätter der vorausgehenden Vegetationsperiode schon sämmtlich vertrocknet und abgefault.

## 1. Anlage und Ausbildung der Makrosporenmutterzellen.

Die Anlage der Mutterzellen in den Sporangien ist bisher nur bei *I. lacustre* untersucht worden. Die darüber in der Litteratur vorliegenden Angaben weichen bedeutend von einander ab. Während nach Hofmeister (I, S. 151 ff.) und Mer (I, S. 110 ff.) die Differenzirung des Gewebes in Sporangienwand, Mutterzellen und Trabekulae erst eintritt, wenn das Sporangium nach zahlreichen Theilungen seiner »gleichartigen, zartwandigen Zellen« durch perikline und antikline Wände »einen ovalen Hügel von Zellgewebe« bildet, soll sie nach Goebel (I, S. 564 ff.; II, S. 327) bereits in den allerersten Jugendstadien des Sporangiums, in dem »hypodermalen, eine Zellschicht darstellenden Archesporium« stattfinden. »Jede der das Archesporium zusammensetzenden Zellen« besitzt nämlich »ein selbstständiges Wachsthum«. In den Mikrosporangien strecken sich die Archesporzellen »senkrecht zur Oberfläche der Sporangienanlage und theilen sich durch Querwände«. Eine Anzahl dieser Archesporzellreihen wird durch weitere Theilungen zum Mutterzellgewebe, »einzelne zwischen die anderen eingestreute« werden zu den Trabekulae, die also »wie die sporogenen Zellen auf das Wachsthum und die Theilung des Archespors zurückgeführt werden können«. In den Makrosporangien (I, S. 566 ff.) tritt die Differenzirung in Mutterzellen und Trabekulae schon ein, ehe sich das Archespor getheilt hat. Aus einzelnen der Archesporzellen wird je eine Makrosporenmutterzelle, indem sie weiter keine Theilungen erfahren, »als die, welche zur Bildung von Tapetenzellen führen«. Die Mutterzellen kommen »so ins Innere des Sporangiumgewebes zu liegen«, sie zeichnen sich »durch ihre Grösse und ihren Plasmagehalt vor allen übrigen Zellen bedeutend aus« (vergl. I, Taf. VIII, Fig. 15). Aus den übrigen Archesporzellen gehen die Trabekulae hervor, die zunächst nur aus einer Zellreihe bestehen sollen. — Diese Angaben wurden von Goebel später für das Mikrosporangium etwas modificirt (III, S. 91 ff.)[1]), nicht dagegen für das Makrosporangium. Die Beschreibung Goebel's

[1]) Es heisst dort (III, S. 91 ff.): »In den Mikrosporangien spaltet sich das Archespor hauptsächlich durch perikline Zellwände, es geht aus demselben ein aus annähernd rechtwinklig gegen die Sporangienoberfläche verlaufenden Zellreihen zusammengesetzter Gewebekomplex hervor, der zunächst aus gleichartigen Zellen besteht. Einzelne Zellreihencomplexe aber verlieren bald ihren reichen Plasmagehalt« . . ., sie werden zu den Trabekeln. Den früheren Angaben widerspricht auch der S. 393, Fig. 108 abgebildete

wird von Farmer ohne Einschränkung bestätigt[1]). Auch Campbell (II, S. 293 ff.) schliesst sich ihr — in ihrer älteren Fassung — an, ohne selbst Untersuchungen angestellt zu haben und ohne die abweichenden Beobachtungen von Bower (I, S. 530 ff.) zu berücksichtigen. Bower beschränkt sich darauf, die Entwickelung des Mikrosporangiums zu beschreiben, weil die des Makrosporangiums in derselben Weise verlaufen soll[2]). Seine Angaben weichen in den principiell wichtigen Punkten durchaus von denen Goebel's ab[2]), schliessen sich dagegen eng an die Hofmeister's und Mer's an: Die Gewebedifferenzirung findet nach seiner Beschreibung nämlich erst statt, wenn das Archespor sich in einen aus vielen, noch durchaus gleichartigen und meristematischen Zellen bestehenden Zellkörper verwandelt hat (vergl. Taf. 49, Fig. 109). Durch weitere perikline und antikline Theilungen wird aus einigen Zellcomplexen das sporogene Gewebe, aus anderen die Trabeculae, aus den die Oberfläche des Sporangiums einnehmenden Zellschichten die Sporangienwand. —

Auf Grund eigener Untersuchungen über die Entwickelung der Makrosporangien von *I. lacustre* kann ich die Angaben Bower's durchaus bestätigen: Ich konnte mich weder an Längs- und Querschnitten von verschiedener Dicke durch frisches Material, noch auch an Mikrotomschnitten von einer Gewebedifferenzirung in so jugendlichen Sporangienanlagen, wie Goebel angiebt, überzeugen. Ich sah zwar bei *I. lacustre*, in Uebereinstimmung mit Goebel und Bower, an Schnitten durch die allerjüngsten Stadien ein, freilich nur wenig deutlich begrenztes, aus einer Zellschicht bestehendes, hypodermales Archespor, konnte aber in etwas älteren Anlagen, die sich allmählich zu einem eiförmigen Höcker über die Blattbasis vorwölben, keine Gesetzmässigkeit in den Theilungsrichtungen seiner zunächst annähernd gleich grossen und gleichmässig mit Protoplasma angefüllten, polygonalen, meristematischen Zellen feststellen, also auch nicht die von Goebel (I, Taf. VIII, Fig. 15) abgebildeten, regelmässigen, senkrecht zur Sporangienwand gerichteten und auf eine grössere Zelle im Gewebe hinführenden Zellreihen erkennen, die dadurch zu Stande kommen sollen, dass einige der Archesporzellen — die fertilen Goebel's — nach aussen durch tangentiale Wände lediglich kleinere Tapetenzellen abgeben. Auch hebt sich nach meinen Beobachtungen in den jugendlichen Sporangien bis zu solchen, die 0,2 mm lang und halb so breit sind[3]), weder die äusserste Zellschicht, in der noch fortgesetzt Theilungen durch perikline Wände stattfinden, als Sporangienwand von dem übrigem Gewebe ab, noch zeichnen sich in diesem einzelne Zellen durch Grösse und Plasmagehalt, als Makrosporenmutterzellen, vor allen übrigen Zellen aus.

---

»Längsschnitt durch ein junges Sporangium, dessen Archespor sich bereits durch Periklinen und Antiklinen [diese Worte, wie auch die in dem vorhergehenden Citat sind von mir gesperrt!] gespalten hat«, der noch keinerlei Differenzirung der Zellen in sporogenes Gewebe und Trabeculae erkennen lässt!

[1]) Farmer (III, S. 49): »The development of the sporangium has been so admirably worked out by Goebel, who has corrected and extended the observations of other investigators, that I have nothing to add to his results, which all my own work has confirmed. A comparison with some of the younger stages of *I. velata* and *I. Hystrix* has not yielded any new matter of importance.«

[2]) (I, S. 534): »as regards the megasporangium of . . . [*Isoëtes*], I have nothing material to add to the excellent description of Goebel, beyond saying that I am able to confirm his results; the differentiation of the potential archesporium into sterile trabeculae and fertile spore-mother-cells is clearly similar to that in the microsporangium.« Bower scheint also den schon von Goebel (I, S. 565) gegenüber Hofmeister betonten principiellen Unterschied zwischen seinen Angaben und denen Goebel's nicht bemerkt zu haben!

[3]) Das Mikrosporangium, in dem Bower noch keinerlei Differenzirungen der meristematischen Zellen erkennen konnte und dessen Längsschnitt von ihm (I, Taf. 49, Fig. 109) abgebildet ist, dürfte etwa dieselbe Grösse gehabt haben, wie aus einer Vergleichung mit meinen Präparaten hervorgeht.

Gegen Goebel's Angaben spricht übrigens schon die grosse Anzahl der Archesporzellen, die er auf Grund seiner Beobachtungen anzunehmen genöthigt ist. Nach ihm müsste (bei *I. lacustre*) bereits das aus einer Zellschicht bestehende Archespor der ganz jugendlichen Sporangienanlage aus soviel Zellen bestehen, als später im Makrosporangium Mutterzellen und Trabeculae vorhanden sind, da aus jeder fertilen Archesporzelle nur eine Mutterzelle, aus den übrigen je eine Trabekel hervorgehen soll. Nun sind in Sporangien von einigermaassen kräftigen Pflanzen 40—50 — in besonders grossen noch viel mehr — Mutterzellen und etwa 8—10 Trabeculae vorhanden: es müsste also das Archespor bereits aus mindestens 50—60 — oder mehr — Zellen bestanden haben. Das ist nach meinen Beobachtungen und nach den Abbildungen von Bower (I) und Goebel (I und III) nicht möglich. Das Archespor ist in Längsschnitten durch die Sporangienanlage eine aus 5—7, in Querschnitten eine aus 3—4 Zellen bestehende Zellreihe (vergl. auch Goebel I, Taf. VIII, Fig. 12; III, S. 394, Fig. 109 I und Bower I, Taf. 49, Fig. 105—108): Sind mehr Zellen vorhanden, so besteht es nicht mehr aus einer Schicht. Es würde also, solange letzteres noch der Fall ist, höchstens aus 30—40 Zellen bestehen können.

Dass sich die Anlage der Mutterzellen bei *I. lacustre* thatsächlich in der von mir beschriebenen Weise vollzieht, wurde mir durch die Untersuchung von *I. Durieui* zur Gewissheit. Bei dieser Art kommt es überhaupt nicht zur Ausbildung eines vielzelligen, einschichtigen Archespors: Es theilt sich schon durch Tangentialwände, wenn es nur 2—3 Zellen lang und ebenso breit ist, indem sich die Sporangienanlage sehr stark vorwölbt (Tafel I, Fig. 6). Natürlich kann deren Verlängerung und Verbreiterung nur durch sehr lebhafte Theilungen des Archespors durch antikline Wände erfolgen. Dementsprechend fand ich in diesem stets sehr viel mehr Kerntheilungsfiguren mit tangential als mit radial gestellten Polen. Die Vergrösserung der Anlage erfolgt also ebenso wie bei *I. lacustre.*

Auf Grund dieser Ergebnisse vermag ich der Angabe Goebel's (I, S. 567) nicht zuzustimmen, dass sich die Anlage der Embryosackmutterzellen bei den Coniferen in ganz ähnlicher Weise wie die der Makrosporenmutterzellen von *Isoëtes* vollziehe. —

Nach meinen Beobachtungen beginnt die Differenzirung der Zellen in Mutterzellen und Trabeculae bei *I. lacustre* und *I. Durieui* erst in Sporangien mit 0,17—0,2 mm Längs- und 0,1 mm Querdurchmesser. In ihnen fangen einzelne Zellen an, erheblich zu wachsen, indem sie früher oder später aufhören sich zu theilen, unter gleichzeitiger Vergrösserung ihrer Kerne, in denen sich meist ein, seltener zwei grosse, runde, meist eine Vacuole einschliessende, stark lichtbrechende Nucleoli ausbilden. Aus diesen Zellen, die sich nun leicht durch ihre Grösse, durch den Durchmesser ihrer Kerne — er kommt dem der benachbarten Zellen etwa gleich — und durch die grossen Nucleoli von den angrenzenden Zellen unterscheiden lassen (Taf. I, Fig. 7), gehen die Makrosporenmutterzellen hervor. Sie sind zunächst annähernd isodiametrisch, sehr bald aber strecken sie sich, während das Sporangium durch fortgesetzte Zelltheilungen bedeutend an Umfang zunimmt, senkrecht zur Wandung unter dauernder Grössenzunahme, wodurch sie eiförmige Gestalt bekommen (Taf. I, Fig. 8 und 9)[1]. Etwa gleichzeitig, bei *I. lacustre* ungefähr bei einem Durchmesser von 45 : 35 μ, treten in ihrem Plasma zahlreiche kleine Stärkekörner auf, die den Kern zu $^3/_4$ mantelartig umhüllen. Kurze Zeit darauf werden in den Sporenmutterzellen, die sich noch weiter vergrössern, Umlagerungen bemerkbar, die die Theilung einleiten, wenig später tritt ihre Isolirung von dem übrigen

[1] Die Figuren 7—11, 15—16 auf Taf. I sind bei derselben Vergrösserung gezeichnet, um das relative Wachsthum der Mutterzellen hervortreten zu lassen.

Gewebe ein. Dieser Vorgang, den ich an frischem und fixirtem Material sehr eingehend studirt habe, sei hier zunächst beschrieben.

Wenn die Mutterzellen — bei *I. Durieui* und *lacustre* — einen Durchmesser von etwa 75 : 65 μ erlangt haben, ist ihr Wachsthum zunächst im Wesentlichen beendigt, während das Sporangium sich noch immer durch Zelltheilungen sehr bedeutend vergrössert. Die an die Mutterzellen angrenzenden Zellen theilen sich hauptsächlich durch senkrecht zu deren Oberfläche gerichtete Wände, das Wachsthum der Tochterzellen findet also in tangentialer Richtung — bezogen auf die Oberfläche der Mutterzelle — statt. Da die letztere dieser Ausdehnung der an sie angrenzenden Zellschicht durch entsprechendes Wachsthum nicht mehr folgt, so muss sie sich von ihr trennen. Die Mittellamellen werden, wie es scheint, gelöst, die Mutterzellen, die ihre Membranen etwas verdicken — auf 1,5—1,8 μ —, runden sich zu regelmässigen Ellipsoiden ab und kommen nun in einen unregelmässigen, sich schnell vergrössernden, mit Flüssigkeit erfüllten Hohlraum zu liegen (Taf. I, Fig. 10). Die an ihn angrenzenden Wände der mit feinkörnigem Plasma prall gefüllten und nun als Tapetenzellen kenntlichen Zellen, in denen noch längere Zeit Theilungen stattfinden, wölben sich infolge ihrer Turgescenz nach innen vor, ja einzelne Zellen oder Zellgruppen lösen sich sogar — ellipsoidische oder kugelige Gestalt annehmend — fast ganz von den übrigen ab, ohne sich von ihnen aber, nach meinen Beobachtungen, jemals vollständig zu trennen. Eine Auflösung dieser und der übrigen Tapetenzellen findet weder in diesem noch in einem späteren Stadium statt. Sie behalten ihren reichen Inhalt und theilen sich noch längere Zeit sehr lebhaft, so lange sich die Hohlräume noch vergrössern, später — wenn die Sporen in den Sporangien schon ziemlich gross geworden sind — nehmen sie durch Streckung cylindrische Gestalt an, indem gleichzeitig Vacuolen in ihnen auftreten. Sie verlieren allmählich ihren Inhalt, wenn die Sporen sich ihrer Reife nähern.

In der Litteratur wird die Loslösung der Mutterzellen von der Tapete von verschiedenen Seiten völlig anders, auffallender Weise von allen Autoren übereinstimmend beschrieben. Die Isolirung der Mutterzellen der Makro- sowohl wie der Mikrosporen soll durch die Auflösung der Tapetenzellen bewirkt werden. Die ältesten derartigen Angaben dürften die Tschistiakoff's sein (I, S. 209): »Les cellules-mères des microspores . . . se multiplient en absorbant le tissu avoisinant dans sa totalité (cloisons et contenu), laissant intactes les portions du tissu du sporange qui constitueront ensuite les solives (trabeculae)« [1]). Eingehender beschreibt Goebel (I) den Vorgang. Er sagt (S. 566 ff.): »Den Grenzen der anliegenden Zellen entsprechend ist die Makrosporenmutterzelle anfangs polygonal, später rundet sie sich ab, und nun beginnt sie eine destructive Wirkung auf die benachbarten auszuüben. Dieselben, durch reichen Plasmagehalt als Tapetenzellen gekennzeichnet, isoliren sich zunächst und runden sich ab, ja sie theilen sich sogar noch mehrfach in diesem isolirten Zustand (Fig. 16). Endlich aber werden sie aufgelöst, und dieser Process greift immer mehr um sich, sodass die Makrosporenmutterzelle zuletzt in eine Höhlung zu liegen kommt, in der sie sich nun in bekannter Weise in vier Tochterzellen, die Makrosporen, theilt.« Diese Angaben sind in viele Lehrbücher übergegangen. Noch viel ausführlicher ist die Beschreibung Mer's (I), der zu denselben Resultaten gelangte. Farmer (III, S. 54) fand im jugendlichen Makrosporangium eine Plasmamasse »formed by the breaking down and solution of the tapetal cells (and probably the mother cell walls), and it stains faintly with safranin«.

---

[1]) Von den Makrosporenmutterzellen sagt Tschistiakoff nur (I, S. 210): »elles sont isolées au milieu du tissu des sporanges.«

Unbestimmter lauten die Angaben Bower's (I, S. 533): ». . . . the tapetum becomes disorganized«.

Im Gegensatz zu diesen übereinstimmenden Angaben kann ich auf das Bestimmteste versichern, dass ich bei keiner Art — *I. Durieui*, *lacustre*, *hystrix* und *echinosporum* —, trotz der Untersuchung zahlreicher Sporangien des verschiedensten Alters, die Auflösung der Tapetenzellen beobachten konnte. Ich vermuthe, dass die genannten Autoren sich durch das Aussehen dünner Schnitte von frischem Material haben täuschen lassen, die den Anschein erwecken können, als ob die Tapetenzellen wirklich aufgelöst worden seien, indem nämlich aus den angeschnittenen Tapetenzellen unter Schrumpfung der Wände der reichlich vorhandene plasmatische Inhalt heraustritt und sich hauptsächlich in dem Raume zwischen ihnen und den Mutterzellen ansammelt. Untersucht man jedoch dicke Schnitte von lebendem Material bei mittlerer Einstellung und Mikrotomschnitte durch unverletzt fixirte Sporangien, so überzeugt man sich sofort davon, dass die prall mit Inhalt erfüllten Zellen niemals aufgelöst werden und dass der Raum zwischen ihnen und den Mutterzellen in keinem Entwickelungsstadium der Sporangien mit einer von jenen Zellen herzuleitenden Plasmamasse erfüllt ist.

## 2. Theilung der Makrosporenmutterzellen.

Die eigenartigen Theilungsvorgänge in den Makrosporenmutterzellen sind für *I. Durieui* bereits von Tschistiakoff (I; II, S. 22), sodann eingehend — bis auf die Kerntheilung — von Strasburger (I, S. 155; II, S. 165) beschrieben und von beiden ziemlich richtig abgebildet worden (Tschistiakoff II, Taf. I, Fig. 21 und 22; Strasburger I, Taf. VII, Fig. 1—8). Ich kann den Angaben Strasburger's mit Ausnahme der Kerntheilung nur Einzelheiten hinzufügen. Die Sporenmutterzellen sind so durchsichtig, dass sich alle Veränderungen in ihrem Innern ohne Mühe an lebendem Material beobachten lassen[1]).

Die ersten mit der Theilung in Beziehung stehenden Anzeichen von Umlagerungen im Plasma machen sich, wie erwähnt, schon in den noch nicht isolirten Mutterzellen bemerkbar, bei *I. lacustre* und *Durieui* schon bei einem Durchmesser von 60 μ. Diese enthalten reichlich feinkörniges Plasma, in ihrem Centrum befindet sich der etwa 24—28 μ grosse, hyaline, mit grossem Nucleolus versehene Kern, und diesem einseitig angelagert ein aus zahlreichen kleinen Stärkekörnern und grobkörnigem Plasma bestehender dunkler Klumpen. Zunächst treten im Plasma Strahlungen auf, die von diesem Klumpen ausgehen und fast bis zur Wand der Mutterzelle reichen[2]). Kurze Zeit nachher, während die Mutterzelle noch etwas an Grösse zunimmt, streckt sich der Klumpen parallel zur Längsaxe der Zelle in die Länge und theilt sich durch Einschnürung in zwei Theile, von denen jeder etwa die Hälfte der Stärkekörner aufnimmt. Die Tochterklumpen, zwischen denen neue hyaline

---

[1]) Die folgende Beschreibung passt nur auf die Mutterzellen von *I. Durieui* und *I. lacustre*. In den viel kleineren Mutterzellen von *I. echinosporum*, deren Theilung im Princip ebenso verläuft, wie bei jenen, sind Plasmastrahlungen erst kurz vor der Kerntheilung deutlich zu erkennen. Auch bei *I. lacustre* sind sie in den Anfangsstadien der Theilung nicht immer deutlich.

[2]) Zur Vermeidung von Missverständnissen mache ich ausdrücklich darauf aufmerksam, dass diese und die im Folgenden noch beschriebenen Plasmastrahlungen nicht von einem bestimmten Punkt in den Stärkeklumpen ausgehen, dass sie vielmehr, wie Taf. I, Fig. 15 aufs Deutlichste zeigt, von der ganzen gegen das Sporeninnere gerichteten Seite der Klumpen nach allen Richtungen gleichmässig ausstrahlen.

Plasmastrahlen ausgebildet werden, entfernen sich von einander so lange, bis sie etwa in die Brennpunkte der ellipsoidischen Mutterzelle gelangt sind (Taf. I, Fig. 10). Während dieser Vorgänge war der Kern aus dem Centrum in die Nähe der Peripherie gedrängt worden, er wandert nun wieder in dasselbe zurück. Wenn dieses Stadium erreicht ist, hat sich die Mutterzelle, die von jetzt ab nur noch langsam wächst, vollständig von den Tapetenzellen losgelöst.

Nachdem die beiden rundlichen Tochterklumpen ihre Wanderung beendigt haben, strecken sie sich, immer von den Plasmastrahlungen umgeben, die bei *I. Durieui* sehr dick sind, in zwei aufeinander senkrecht stehenden Ebenen und Richtungen in die Länge (vergl. Taf. I, Fig. 11). Die dicht gedrängt neben einander liegenden Stärkekörnchen jedes Klumpens ordnen sich dabei meist — besonders deutlich bei *I. Durieui* — in lange gerade Linien an. In diesem Stadium bieten die Mutterzellen einen höchst eigenartigen Anblick dar. Von der Mitte jeder dieser Stärkekornreihen fangen nun die Körner an nach beiden Enden hin zu wandern. Nur ganz kurze Zeit, nachdem sich die Körner getrennt haben, sind in der Mitte der Linie noch ein oder mehrere — anscheinend aus Plasma bestehende — Stränge zu erkennen, die, wie es scheint, die Körnchen umhüllt haben (Taf. I, Fig. 12). Die letzteren ballen sich an den Enden der Linien wieder zu rundlichen, von dunklem, körnigem Plasma umhüllten Klumpen zusammen. Der Erfolg dieser Umlagerungen ist, dass nun in der Mutterzelle vier solche Inhaltsmassen in tetraëdrischer Anordnung und in gleichen Abständen von einander an der Peripherie des Plasmakörpers vorhanden sind, von denen nach allen Seiten in das Plasma Strahlungen ausgehen, die in den künftigen Zellplatten der Specialmutterzellen zusammentreffen.

Während dessen sind auch andere Veränderungen an den Mutterzellen eingetreten. Sie haben sich bis zu 0,09—0,1 mm vergrössert und Kugelgestalt angenommen. An die verhältnissmässig dünne, primäre Zellhaut ist eine neue, stark lichtbrechende und im Gegensatz zu jener in Wasser ziemlich leicht quellende Membranschicht — ich nenne sie secundäre Verdickungsmembran der Mutterzelle — angelagert worden (Taf. I, Fig. 15 *sek*), die bei *I. Durieui* etwa 2,5—3,5 μ dick wird, bei *I. lacustre* dagegen nur etwa halb so dick wie die primäre ist und bei *I. echinosporum* überhaupt keine sicher messbare Dicke erreicht. Diese Lamelle giebt, ebenso wie die primäre, die Pectinreactionen, Cellulose konnte ich nicht nachweisen.

In diesem Stadium ist der Kern im Centrum der Zelle zunächst noch leicht als grosses hyalines Bläschen zu erkennen, plötzlich aber scheint er im lebenden Material vollständig verschwunden zu sein: er ist, wie schon Strasburger vermuthete, in Theilung eingetreten. Zum Studium der Kerntheilung sind gefärbte Mikrotomschnitte erforderlich. Da es mir aber trotz sehr reichlichen Materiales nur sehr selten glückte, Schnitte durch die gewünschten Stadien zu erhalten, so musste ich mich mit der Feststellung der Hauptsachen begnügen.

Ich konnte feststellen, dass kurz vor der Theilung des primären Kernes der Nucleolus, dessen Vacuole immer grösser wird, verschwindet, dass kurz darauf der Kern seine wohl erst durch die Fixirung entstandene, feinkörnig-netzige Structur verliert und die Chromosomen in ihm erscheinen. Von der ersten Theilung habe ich nur die Anaphase verfolgen können. Die Pole der Spindel, die sich durch Ansammlungen körnigen Plasmas deutlich markiren, liegen in der Mitte zwischen je zwei der vier tetraëdrisch angeordneten Stärkeklumpen und zwar, wie es scheint, zwischen je zwei Schwesterklumpen. Aus den kleinen, bei *I. Durieui* fast isodiametrischen Chromosomen bilden sich in der üblichen Weise in den Polen die Tochterkerne, die wie der primäre Kern, mit Hämalaun gefärbt, feinkörnige Structur

besitzen, aber bedeutend kleiner als jener sind (14—16 μ). Zwischen diesen Kernen sind zahlreiche Verbindungsfäden ausgespannt, in deren Aequatorialebene deutlich eine Zellplatte ausgebildet wird. Sehr bald verschwinden die Verbindungsfäden und die Zellplatte vollständig und die Kerne schicken sich zur zweiten Theilung an, die in aufeinander senkrecht stehenden Ebenen so stattfindet, dass die Pole der Theilungsfiguren dicht seitlich an — aber nie in — je einen der Stärkeklumpen zu liegen kommen. Durch Ansammlungen feinkörnigen Plasmas heben sie sich deutlich von der dunklen grobkörnigen Plasmazone um die Stärkehaufen ab. Das Asterstadium ist auf Taf. I, Fig. 13 und 14 abgebildet. Die aus sehr zahlreichen Fasern bestehende Spindel liegt, wie die Abbildung zeigt, völlig frei im Zellplasma, dessen Strahlungen, ohne von den Theilungsfiguren beeinflusst zu werden, weiter bestehen: Durch die Fixirung haben sie sehr an Deutlichkeit eingebüsst, immerhin sind sie in den Fig. 13 und 14 noch zu erkennen. Die kurzen, dicken, etwas gekrümmten Chromosome, deren Zahl zu gross ist, als dass ich sie hätte zählen können, wandern nach den Polen der Spindel und vereinigen sich zu neuen Kernen: denen der Sporen. Sie sind zunächst wesentlich kleiner wie ihre Mutterkerne (etwa 6,5 : 4,8 μ), erst nach Ausbildung der Specialmutterzellen nehmen sie derartig an Grösse zu, dass sie wieder an lebenden Zellen als hyaline, von den Stärkekörnern mehr oder weniger mantelartig umhüllte Bläschen zu erkennen sind.

Zwischen den durch die letzten Theilungen gebildeten Schwesterkernen, die, ohne ihre Lage zu verändern, seitlich von ihren Stärkeklumpen — in den Polen der Spindel — liegen bleiben, dagegen nicht zwischen den Kernen verschiedener Abkunft, werden Verbindungsfäden ausgebildet, die in ihrer Gesammtheit völlig den Kernspindeln gleichen und sich von dem sie allseitig umhüllenden Zellplasma deutlich abheben. In der Aequatorialebene dieser Spindeln treten Zellplatten auf.

Während der letzten Kerntheilungen werden die Plasmastrahlen um die Stärkeklumpen sehr vermehrt. Hierauf werden in den sechs Ebenen, in denen sie aufeinander treffen, Zellplatten ausgebildet, die das ganze Plasma von der Wand bis zum Centrum der Mutterzelle durchsetzen. In diesen Platten, von denen zwei die Zellplatten zwischen den Kernen in sich aufnehmen, entstehen simultan die Zellwände, durch die die tetraëdrisch angeordneten Specialmutterzellen von einander getrennt werden. Es kommen also vier von diesen Wänden ohne jede Betheiligung der zwischen den Kernen ausgespannten Verbindungsfäden zu Stande.

Die beschriebenen Theilungsvorgänge der Makrosporenmutterzellen von *Isoëtes*, die in auffallender Weise mit denen der Sporen von *Anthoceros* (vergl. Davis, I) übereinstimmen, wie schon Tschistiakoff (I, S. 210) und Strasburger (III, S. 164 ff.) hervorhoben, sind in verschiedener Hinsicht von theoretischem Interesse. Zunächst geht aus ihnen hervor, dass auch bei den Archegoniaten die Theilung der Zelle nicht ausnahmslos durch die Kerntheilung, sondern auch in gewissen Fällen durch eine Theilung des Plasmas und der in ihm eingeschlossenen Reservestoffe eingeleitet wird, an der der Kern zunächst nicht durch sichtbare Veränderungen seiner Gestalt und Structur betheiligt ist. Eine gewisse Aehnlichkeit mit diesen Vorgängen besitzen die Theilungen der mit Inhaltsstoffen reich beladenen Sporenmutterzellen mancher Lebermoose aus der Gruppe der Jungermannieen, z. B. von *Pellia*, *Aneura*, *Pallavicinia* u. a., bei denen die Mutterzelle vor der Kerntheilung vier den späteren Specialmutterzellen entsprechende, tetraëdrisch angeordnete, sackartige Ausstülpungen treibt, die bei einigen Gattungen, z. B. *Pellia* und *Pallavicinia*, nur noch durch einen kleinen Mittelraum mit einander in Verbindung bleiben. In dessen Centrum liegt der Kern, der sich erst theilt, wenn die Ausstülpungen fertig ausgebildet sind (Farmer, IV, V), also wie bei *Isoëtes* und *Anthoceros* die Bildung der Tochterzellen nicht einleitet, sondern nur zum Abschluss bringt. Wie in den Sporenmutterzellen dieser Gattungen, so treten auch in den Ausstül-

pungen jener vor der Kerntheilung Plasmastrahlungen auf[1]). Farmer, der die Theilungen der Mutterzellen bei den genannten Lebermoosen genauer untersucht hat, giebt freilich an, dass diese vor der Kerntheilung vorhandenen, von »Centrosomen« ausgehenden Strahlungen später in engste Beziehung zu den Kerntheilungen treten, indem sich aus ihnen die achromatischen Figuren bilden; ich glaube aber, dass diese Angaben einer Nachprüfung bedürfen, um so mehr, als zu den Untersuchungen lediglich Mikrotomschnitte von fixirtem Material verwendet wurden, an denen vielleicht die Strahlen minder deutlich hervortreten.

Die Theilungen der Sporenmutterzellen von *Isoëtes* und *Anthoceros* bieten ferner dadurch ein besonderes Interesse dar, weil bei ihnen, wie schon von Strasburger (z. B. IV, S. 218), für die letztere Gattung neuerdings auch von Davis (I, S. 103) hervorgehoben wurde, die Anlagen der Zellwände nicht — oder nur theilweise — aus den Zellplatten der Kernverbindungsfäden, sondern aus Zellplatten zwischen den Plasmastrahlungen hervorgehen, die mit jenen Fäden in keinerlei Beziehung stehen: Derartige Beispiele zeigen, dass man nicht berechtigt ist, den Verbindungsfäden eine so principielle Bedeutung für das Zustandekommen der Zellmembran beizumessen, wie es von verschiedenen Seiten geschieht. Die Plasmaumlagerungen und die Kerntheilungen in den genannten Sporenmutterzellen verdienen ferner von den Autoren beachtet zu werden, die sich mit der Mechanik des Kerntheilungsvorganges beschäftigen. Ich möchte nur erwähnen, dass die neuerdings von A. Fischer (I, S. 256) ausgesprochene Ansicht: »Die ganze Theilung des Kernes ist ein Wachsthum, dessen Richtung und Intensität mit dem Wachsthum der ganzen Zelle gegeben ist« jedenfalls zur Erklärung der Kerntheilung und der dieser vorausgehenden Plasmaumlagerungen in diesen Zellen nicht genügt, da die letzteren währenddessen nicht mehr oder nur ganz unbedeutend wachsen[2]).

### 3. Ausbildung der Specialmutterzellmembranen.

Sofort nach Ausbildung der sechs Scheidewände umgiebt sich der Plasmakörper jeder der vier Specialmutterzellen allseitig mit einer neuen Haut (Taf. I, Fig. 16), der Specialmutterzellmembran, die mit der secundären Verdickungsmembran der Mutterzelle chemisch und physikalisch so vollkommen übereinstimmt, dass sich die Grenze zwischen beiden nur mit Reagentien feststellen lässt. Dagegen sind die aus den Zellplatten hervorgegangenen »Mittellamellen« oft schon ohne jede Vorbehandlung zu erkennen, sonst lassen sie sich mit verdünntem Alcohol, Kupferoxydammoniak oder Jodchlorcalcium stets leicht sichtbar machen. Die Specialmembranen verdicken sich wohl durch Apposition neuer Substanztheilchen allseits ziemlich gleichmässig; nur an dem künftigen Sporenscheitel und den Scheitelkanten bleiben sie verhältnissmässig dünn: die dadurch entstehenden Einkerbungen in der Membran werden durch entsprechend vorspringende Plasmaleisten ausgefüllt (Taf. I, Fig. 16). Im Uebrigen ist die Innenfläche der Specialwände zunächst völlig glatt; aber, nachdem diese Hautschicht eine gewisse Dicke erreicht hat, werden auf ihr zahlreiche kleine, polsterförmig gegen das Plasma vorgewölbte Verdickungen gebildet, wodurch sie im optischen Querschnitt eine gekerbte Innencontour bekommt (Taf. I, Fig. 17). Da das Plasma alle Unebenheiten der Mem-

---

[1]) Sie würden sich aber dadurch sehr wesentlich von den Strahlungen in den Mutterzellen von *Isoëtes* und *Anthoceros* unterscheiden, dass sie erst nach der Theilung des Plasmas und der Reservestoffe in den Ausstülpungen gebildet werden, falls die Beschreibung Farmer's richtig ist.

[2]) Ebensowenig scheint es mir möglich, die beschriebenen Vorgänge »von den allverbreiteten Eigenschaften der Bewegung ... des Protoplasmas ... abzuleiten« (A. Fischer, I, S. 252.)

bran vollständig ausfüllt, so bekommt seine Oberfläche durch diese Verdickungen ein bestimmtes Relief, das namentlich nach Zusatz von Jodchlorcalcium meist sehr schön hervortritt. Es entspricht bei jeder Art annähernd den charakteristischen Verzierungen der reifen Sporen: es ist bei *I. Durieui* ein vollständiges, bei *I. lacustre* ein unvollständiges Netzwerk; bei *I. echinosporum*, *hystrix* und *velatum* sind es einzelne runde Warzen, die sich auf dem Plasma erheben. Die Verdickungen der Specialmutterzellmembranen sind also bei jeder Art das Negativ der späteren Verzierungen ihrer Sporen. Nach ihrer Ausbildung ist das Wachsthum der Specialmutterzellmembran beendigt; sie ist bei *I. Durieui* und *lacustre* etwa 5—6 μ dick.

In Wasser ist diese Membran stark quellbar: Sie quillt in diesem nach Verletzung der Mutterzelle erheblich und presst einen Theil des Plasmas aus der Wunde aus. Durch die starke Quellung der beschriebenen Polster werden die Plasmafortsätze in den Einkerbungen zu langen, dünnen Stäbchen umgebildet. In Alcohol oder Glycerin schrumpft die Haut bedeutend. Sie giebt alle Pectinreactionen, Cellulose fand ich in ihr nicht.

In den Mutterzellen von *I. Durieui* sind niemals alle Specialmutterzellmembranen mit den beschriebenen Verdickungen versehen: In zwei Specialzellen jeder Anlage fehlen sie völlig, nämlich in denen, die später die schon erwähnten (S. 8) sterilen Sporen liefern. Auf Taf. I, Fig. 25 ist eine ältere Sporenmutterzelle von *I. Durieui* abgebildet, in der auf den ersten Blick die sterilen Specialzellen von den fertilen zu unterscheiden sind.

## 4. Anlage der Sporenhäute.

Nachdem die Ausbildung der Verdickungen in der Specialmutterzellwand beendigt ist — die Mutterzellen haben nun bei *I. Durieui* und *lacustre* einen Durchmesser von etwa 0,12—0,13 mm —, wird überall an der Innenseite dieser Hautschicht, allen ihren Vorsprüngen und Einkerbungen genau folgend, eine zunächst äusserst dünne, aber schnell an Dicke zunehmende, stärker lichtbrechende Lamelle — die erste Anlage der Sporenmembran — sichtbar, die sich sehr bald durch geringere Quellbarkeit von der Specialwand unterscheidet (Taf. I, Fig. 18 *ex*). Diese Lamelle ist mit der Specialmutterzellmembran ziemlich fest verbunden, wenigstens gelingt es nicht, sie von ihr durch Plasmolyse abzulösen. In Kupferoxydammoniak zog sich stets der Plasmakörper von ihr zurück (vergl. Taf. I, Fig. 22), während beide Hautschichten fest verbunden blieben, ohne sich wesentlich zu verändern. Wird dagegen die Mutterzelle, nachdem die Sporenhaut messbare Dicke erreicht hat, durch Druck geöffnet, so tritt der Inhalt der Sporen umgeben von dieser Membran, die sich in Kongoroth schwach roth färbt, aus der Zelle heraus, während die stark quellenden Specialwände in der Mutterzelle zurückbleiben.

Diese Thatsachen erlauben keine Entscheidung darüber zu fällen, ob die Sporenmembran eine Neubildung des Plasmas ist, apponirt an die vorhandene Specialmutterzellhaut, oder ob sie aus der innersten Schicht der letzteren durch Einlagerung von Substanz entstanden ist. Beides wäre denkbar; denn die innige Verbindung der Sporenhaut mit der Specialwand kann nicht als Beweis für den letzteren Entstehungsmodus gelten, wie Wille (I, S. 34 ff.) für die Häute vieler Pollenkörner behauptet, da wir viele fest mit einander verbundene Hautschichten kennen, die sicher apponirt sind, z. B., um ein naheliegendes Beispiel zu wählen, die Specialmutterzellhaut und die secundäre Verdickungsschicht der Sporenmutterzellen von *Isoëtes*, ferner die Lamellen sehr vieler Cellulosemembranen u. a. m. Für die Entstehung der Lamelle aus der innersten Schicht der Specialwand könnte meines Erachtens

weit eher die ursprüngliche Uebereinstimmung in der Quellbarkeit beider Membranen angeführt werden. —

Die Sporenhaut behält nur kurze Zeit ihren einfachen Bau. Schon wenn sie eine Dicke von 1 μ erreicht hat, ist sie in drei Lamellen differenzirt (Taf. I, Fig. 20, 21 *ex*), von denen sich die mittelste durch geringere Dicke und Dichtigkeit von der äusseren und inneren unterscheidet. Diese Differenzirung, die sich an der jungen Hautanlage, wenigstens von *I. Durieui* und *I. lacustre* nach Zusatz schwacher Quellungsmittel, z. B. Kalilauge oder Schwefelsäure, verfolgen lässt, erscheint dem Auge als eine Spaltung der ursprünglich durchaus einheitlichen Haut: Im optischen Durchschnitt werden zunächst innerhalb der zwischen die polsterförmigen Verdickungen der Specialwand vorspringenden Theile der Sporenhaut schwächer lichtbrechende Zwickel sichtbar, die in etwas älteren Stadien in den übrigen Theilen der Haut durch feine, in der Mitte der Haut verlaufende, eine äussere und innere Lamelle von einander trennende (Taf. I, Fig. 20) Linien verbunden werden, aus denen die mittlere, weniger stark lichtbrechende Lamelle hervorgeht. Nicht bei allen Species wird die Spaltung der Sporenhautanlage so weit durchgeführt: Wie schon bei Besprechung der reifen Sporen erwähnt wurde (S. 12), kommen alle Uebergänge von gänzlich ungespaltenen bis zu vollständig gespaltenen Exosporien vor, entsprechend den verschiedenen Jugendstadien, die bei *I. Durieui* und *I. lacustre* nach einander durchlaufen werden.

Selbstverständlich lässt sich nicht der Beweis erbringen, dass der als »Spaltung« beschriebene Vorgang thatsächlich auf der Spaltung einer ursprünglich homogenen Hautschicht beruht; es ist ebenso möglich, dass schon während der Anlage der Haut verschiedene Lamellen gebildet werden, die mit unseren Hülfsmitteln erst nach bedeutendem Intussusceptionswachsthum deutlich sichtbar zu machen sind.

Die beschriebene Sporenhaut, die ich wegen der auffälligen Uebereinstimmung ihrer Entstehung mit der der Exosporien der meisten anderen Sporen als Exospor bezeichne, hat nach der Spaltung in die drei Lamellen annähernd den Bau erreicht, den sie dauernd bis zur Sporenreife beibehält, nur dass sie in den jugendlichen Stadien entsprechend den Unebenheiten der Specialmutterzellwand zahlreiche Falten und Ausstülpungen besitzt, die aber vor der Sporenreife fast ganz ausgeglichen werden.

In dem Jugendstadium verhält sich das Exospor gegen Reagentien folgendermaassen: In Wasser quillt es nicht, in verdünnter Schwefelsäure und in Kalilauge ziemlich stark, namentlich in tangentialer Richtung, desgl. in Kupferoxydammoniak, ohne gelöst zu werden. Eine Gelbfärbung mit KOH tritt erst später ein. Auf das Vorhandensein von Cellulose liesse sich vielleicht aus der glänzend rothen Färbung mit Kongoroth, ferner aus der intensiven Färbung mit Benzoazurin oder Benzopurpurin schliessen. Jodchlorcalcium färbt es nicht violett, sondern gelbbraun. Die Pectinfarbstoffe rufen lebhafte Färbungen hervor; desgl. Anilinblau.

Das Exospor ist nach Ausbildung der Lamellen etwa 1,5—2 μ dick, der Durchmesser der Sporenanlagen beträgt 0,1 : 0,06 mm; in den reifen, 0,65 : 0,55 mm grossen (von Exospor zu Exospor gemessen) Sporen ist es dagegen 15—25 μ dick: Dieses gesammte sehr erhebliche Dicken- und Flächenwachsthum kann allein durch Einlagerung neuer Substanztheilchen, also durch Intussusception erfolgen, und das um so mehr, als jetzt innerhalb des Exospors alsbald eine neue Hautschicht gebildet wird.

An Mutterzellen dieses Alters, in denen sich unter dem Einflusse von Reagentien das Plasma etwas vom Exospor zurückgezogen hat, kann man nämlich beobachten, dass dieses eine neue Hautschicht zu bilden beginnt, die ein vollständiger Abdruck der Innencontur des Exospors ist. Es ist das sicherlich eine Neubildung des Plasmas: sie lässt sich von ihren jüngsten Jugendstadien an leicht vom Exospor loslösen, mit dem sie nie eine feste

Verbindung eingeht. In dieser Haut, die nur sehr wenig verdickt wird und sich Reagentien gegenüber ebenso wie das Exospor verhält, werden später bei einigen Arten die merkwürdigen, früher beschriebenen Tüpfel ausgebildet. Sie kann wegen ihrer selbstständigen Entstehung aus dem Plasma und wegen dieser Structureigenthümlichkeiten nicht zum Exospor gerechnet werden. Ich habe sie deswegen mit dem Namen Mesospor bezeichnet. Eine ähnliche selbstständige Membran findet sich in den Makrosporen der *Selaginella*arten wieder; ob ähnliche Membranen auch noch bei anderen Sporen vorkommen, vermag ich aus den Angaben in der Litteratur nicht zu beurtheilen: vielleicht sind manche Hautbildungen der Lebermoossporen mit ihnen vergleichbar. Bei vielen Lebermoosen besteht nämlich die Sporenmembran aus drei Hautschichten, zwei äusseren cutinisirten und einer inneren aus Cellulose (vergl. Leitgeb I). Nach Leitgeb sind die beiden ersten verschiedener Herkunft, die eine ist von der Specialwand abzuleiten, ein Perispor, die zweite vom Sporenplasma gebildet, das Exospor. Nach Strasburger (V, S. 104 ff.) dagegen ist auch das »Perispor« eine Neubildung des Plasmas, also zum Exospor zu rechnen. Er möchte deshalb beide Häute als »Aussen- und Innenschicht der Exine« (V, S. 110) bezeichnen. Sollten Strasburger's Beobachtungen auch richtig sein, so halte ich es doch nicht für angebracht, zwei durchaus selbstständige Hautbildungen der Sporen mit einem und demselben Namen zu bezeichnen. Strasburger giebt zur Begründung seiner Bezeichnungsweise zu bedenken, »dass unter ganz ähnlichen Bedingungen an den *Lycopodium*sporen nur eine einzige Haut gebildet wird, und dort uns deutlich nur als Aussen- und Innenschicht der Exine das entgegentritt, was hier gesondert angelegt wird« (S. 110), den Beweis für diese Behauptung bleibt er aber schuldig. Gerade die Entwickelungsgeschichte der Sporenhäute von *Isoëtes* und *Selaginella* beweist aufs Deutlichste, dass die Differenzirung einer Hautschicht in mehrere Lamellen — mag sie nun durch wirkliche Spaltung bewirkt werden, oder durch Intussusceptionswachsthum mehrerer apponirter und fest mit einander verbundener Lamellen zu Stande kommen — ein Vorgang ist, der von der Neubildung einer selbstständigen Membran durchaus verschieden ist. Entsteht die Aussen- und Innenschicht des Exospors der *Lycopodium*sporen, von deren Bildungsweise ich mir nach Strasburger's Beschreibung (V, S. 93 ff.) kein rechtes Bild zu machen vermag, auf ähnliche Art wie die Schichten des Exospors von *Isoëtes* und *Selaginella*, so ist ihre Bildung mit der zweier selbstständiger Hautschichten der Lebermoosexosporien ebensowenig vergleichbar, wie mit der des Exo- und Mesospors von *Isoëtes*. Ob die zweite Haut der Lebermoossporen mit dem Mesospor von *Isoëtes* verglichen werden kann, müsste durch eine Untersuchung erst noch festgestellt werden. —

Noch ehe das Mesospor vom Plasma gebildet wird, entsteht auch ausserhalb des Exospors eine neue Membran. Ich schildere den Vorgang zunächst für *I. Durieui*, da die übrigen Arten etwas von dieser Species abweichen. Etwa zu der Zeit, wo sich das Exospor in seine drei Lamellen spaltet, ist an ungequollenen Mutterzellen von *I. Durieui* zwischen Specialmutterzellwand und dem Exospor noch keine Veränderung zu erkennen, lässt man aber die Mutterzellen in Wasser quellen, so erscheinen plötzlich an den Scheiteln der vorspringenden Exosporfältchen kleine stäbchenartige Gebilde, die in die Specialwand hineinragen (Taf. I, Fig. 19). Dass sie nicht etwa nur die durch Quellung ausgezogenen Einkerbungen zwischen den polsterförmigen Verdickungen der Specialwand sind, geht aus einem Vergleich mit etwas älteren, gequollenen Mutterzellen hervor, in denen sich diese Stäbchen in keilförmige, mit Methylenblau sich intensiv blau färbende, auf den Spitzen der Exosporfältchen reitende Fortsätze verwandelt haben, die nur die durch die Quellung der Specialwand vorgezogenen Theile einer das ganze Exospor bedeckenden dünnen Hautschicht darstellen (Taf. I, Fig. 20, 21, 23*per*). Setzt man sehr verdünnte Kalilauge zu, worin die Specialwände sofort

sehr stark quellen, so werden die Fortsätze zu langen, feinen Strahlen ausgezogen (Taf. I, Fig. 24). An noch älteren Mutterzellen, in denen die das Exospor bedeckende Haut schon eine gewisse Dicke erreicht hat, gelingt es gelegentlich, durch Quellung die Specialmembran sammt jener ebenfalls gequollenen Haut vom Exospor abzutrennen: Sie ist in solchen Präparaten von feinkörniger Beschaffenheit, feinkörnig sind auch ihre langen in die Specialwand hineinragenden Strahlen. Da die Specialmutterzellwände während der Ausbildung der Sporenhäute dauernd an Quellbarkeit zunehmen, so werden in gequollenen Mutterzellen die Strahlen immer länger, sodass die Sporen rings von einer regelmässigen Strahlensonne umgeben sind (Taf. I, Fig. 25). Es ist aber zu betonen, dass in ungequollenen Zellen die neu gebildete Hautlamelle das Exospor zunächst als eine überall gleich dicke Haut überzieht, die erst, wenn sie eine gewisse Dicke erreicht hat, sich als eine hyaline Lamelle von dem stark lichtbrechenden Exospor unterscheiden lässt. Nun werden in ihr an den die Exosporfältchen überziehenden Theilen vorspringende, in Flächenansicht ein regelmässiges Netzwerk bildende Leisten ausgebildet, die so lange an Dicke und Länge zunehmen, bis sie in ihrer Gestalt vollständig denen des Perispors der reifen Sporen ähnlich geworden sind und die auch in diesem Stadium noch bei starker Quellung der Specialwand in die schon beschriebenen Strahlen ausgezogen werden: Erst wenn sich die letztere Hautschicht in einem viel späteren Entwickelungsstadium der Sporen beinahe verflüssigt hat, ist die das Exospor überziehende Membran so widerstandsfähig gegen Quellung geworden, dass sie ihre Gestalt in Wasser beibehält. Auch gegen andere Quellungsmittel verhält sie sich sehr lange Zeit durchaus wie die Specialmutterzellwand, dagegen sehr abweichend von dem Exospor, mit dem sie andererseits in ihren Farbreactionen übereinstimmt. In Kalilauge löst sie sich noch an halbreifen Sporen sofort auf, nachdem vorher nur geringe Quellung eingetreten ist. Sofortige Lösung bewirkt auch — ebenfalls noch an halbreifen Sporen — Kupferoxydammoniak, ferner Chromsäure und conc. Schwefelsäure, während verdünnte ($^1/_3$) $H_2SO_4$ selbst nach mehrstündiger Einwirkung kaum eine Quellung herbeiführt. Mit Jodchlorcalcium färbt sie sich zunächst gelbbraun, sodann rothbraun, in jungendlichem Zustande verquillt sie in dieser Flüssigkeit schon nach kurzer Zeit. Mit den »Pectinfarbstoffen« färbt sie sich sofort intensiv wie die Specialwand und das Exospor; zum Unterschied von jener und in Uebereinstimmung mit diesem färbt sie sich ferner mit Kongoroth, Benzoazurin, Benzopurpurin und Anilinblau in den entsprechenden Farben. Dass die bewusste Membran sehr wasserhaltig ist — wie die Specialmutterzellwand — geht daraus hervor, dass sie in Alcohol stark schrumpft.

Es bedarf keines Beweises, dass diese Haut nicht, wie Farmer[1]) annimmt, von dem die Mutterzellen einhüllenden Plasma ausgeschieden werden kann, da nach meinen Ausführungen erstens ein solches Plasma überhaupt nicht existirt und zweitens während ihrer ganzen Ausbildung die Specialmutterzellmembranen noch vorhanden sind, worauf schon Hofmeister (III, S. 187) hinwies. Nach Tschistiakoff (I), dem wir die einzigen, allerdings sehr wenig ausführlichen Angaben über die Entstehung der Makrosporenhäute von *Isoëtes* verdanken, geht diese kurz vor der Sporenreife verkieselnde Membran aus den innersten Schichten der Specialmutterzellwand hervor, nachdem zuvor das Exospor angelegt worden ist[2]). — Nach meinen Untersuchungsergebnissen sind nur folgende Möglichkeiten der

[1]) Farmer (III, S. 54): Das »epispore or perinium« »is without doubt derived from the plasma of the sporangium«; ähnlich I, S. 131; II, S. 306.

[2]) Tschistiakoff sagt über die Entstehung der Makrosporen von *Isoëtes* nur (I, S. 211): »C'est l'exosporium qui se forme d'abord, il présente des plis nombreux qui s'ouvrent à l'époque où les spores mûres

Entstehung jener Hautschicht zu discutiren: 1. sie geht aus den innersten Schichten der Specialmutterzellmembran hervor; 2. sie bildet sich aus einer Lamelle, die noch vor Bildung des Exospors vom Plasma an die Specialwand angelagert wird, die aber erst nach erheblichem Intussusceptionswachsthum, nachdem das Exospor längst angelegt ist, für unser Auge erkennbar wird; 3. sie entsteht aus der äussersten Lamelle des Exospors. Diese Annahme besitzt am wenigsten Wahrscheinlichkeit. Ich konnte Spuren von jener Hautschicht bei *I. Durieui* stets erst erkennen, wenn das Exospor bereits eine gewisse Dicke erlangt und seine Quellbarkeit verloren hatte, d. h. wenn es durch die Quellung der Specialwand nicht mehr seine Gestalt veränderte. Bei *I. lacustre* und *I. echinosporum* liess sie sich zwar schon etwas früher nachweisen, ehe das Exospor sich in die drei Lamellen getheilt, aber doch stets erst, wenn es die Quellbarkeit in $H_2O$ verloren hatte (Taf. I, Fig. 19). Es ist mir wenig wahrscheinlich, dass eine Lamelle des nicht mehr quellbaren und plastischen Exospors wieder diesen Zustand annehmen und sich in jene Hautschicht verwandeln sollte. Viel wahrscheinlicher scheint es mir, dass eine Lamelle der vorhandenen quellbaren Häute allmählich durch Veränderungen — z. B. Einlagerung neuer Substanztheilchen — weniger quellbar wird. Zwischen den ersten beiden nun noch offen stehenden Möglichkeiten lässt sich selbstverständlich keine Entscheidung treffen. Ich glaube aber berechtigt zu sein, jene unter (2) hypothetisch angenommene, unsichtbare Lamelle, die in ihren physikalischen Eigenschaften mit den Lamellen der Specialwand übereinstimmen müsste, mit zu dieser Membran zu rechnen. Es würde also mit grosser Wahrscheinlichkeit anzunehmen sein, dass die das Exospor überziehende Hautschicht aus einer Lamelle der Specialmutterzellmembran entsteht. Für diese Annahme würden ferner sprechen: dass sich, wie oben geschildert, verhältnissmässig leicht durch Quellung die Specialzellwand mit der Hautlamelle vom Exospor trennen lässt, dass jene Haut lange Zeit in ihren physikalischen Eigenschaften, vor allem der Quellbarkeit vollständig mit der Specialwand übereinstimmt, dass sie sich wie diese durch Lösungsmittel, die das Exospor nicht verändern, leicht auflösen lässt und dass in der chemischen Beschaffenheit zwischen ihr und dem Exospor sich sehr bald wesentliche Differenzen geltend machen.

Da ich es, wie gesagt, aus allen diesen Gründen für sehr wahrscheinlich halte, dass die das Exospor bedeckende Hautschicht aus der Specialmutterzellmembran hervorgeht und nicht zum Exospor zu rechnen ist, so habe ich sie Perispor genannt. Das bedarf noch einer formalen Begründung. In der Litteratur wird der Name »Perispor« oder »Perinium« für Häute sehr verschiedenartiger Herkunft gebraucht: z. B. muss nach Strasburger (V, S. 109), der im Gegensatz zu Leitgeb (I) jede Betheiligung der Specialmutterzellmembran an der Bildung der Sporenhäute — wenigstens für die von ihm untersuchten Sporen — bestreitet (V), der Name Perine »für Häute reservirt bleiben, die einem gegebenen Plasmakörper von einem anderen aufgesetzt werden«; Leitgeb bezeichnet als Perine (I, S. 12) »alle der Exine secundär aufgelagerten Hautbildungen, für welche die Ausdrücke Epi- und Perispor im Gebrauche sind«; Tschistiakoff aber (II, S. 17) beschränkte den Namen »Perispor« auf alle die Sporenhäute, die aus Lamellen der Specialmutterzellmembran abzuleiten sind, während er die von dem »Pseudoepiplasma« im Sporangium auf das Exospor

se libèrent de leurs cellules spéciales, qui se désorganisent et dont la couche intérieure, molle et incrustée de silice, continuant à adhérer aux plis de l'exosporium, s'endurcit en un réseau en relief qui se modèle sur les plis, quoique alors ils aient disparu en ne laissant que les reliefs du réseau comme traces de leur existence antérieure. C'est pourquoi le volume des macrospores augmente de plusieurs fois et très rapidement.«

aufgesetzten Häute Pseudoepisporien benannte, beide Arten von Membranen aber mit dem Namen Epispor zusammenfasste. Von anderen Autoren werden ein und dieselben Hautbildungen bald Peri-, bald Episporien genannt. Angesichts der Unklarheit, die durch die so verschiedene Anwendung dieser beiden Worte in der Litteratur entstanden ist, dürfte es sich empfehlen, die vom Epiplasma ausgeschiedenen Hautschichten Episporien, die aus Lamellen der Specialmutterzellmembranen gebildeten dagegen Perisporien zu nennen. Die Bezeichnung Epispor scheint gegenüber der letzteren für die erstere Sorte von Häuten die Priorität zu besitzen.

Leitgeb (I, S. 11) ist der Meinung, dass Intussusceptionswachsthum in den Perisporien der Lebermoose nicht stattfindet, dass diese Häute vielmehr lediglich durch »Metamorphose« der innersten Schichten der Specialmutterzellmembranen entstehen und wachsen. Mit dieser Annahme kann die Dickenzunahme des *Isoëtes*perispors in keiner Weise befriedigend erklärt werden. Ehe sich die ersten Spuren von Kieselsäure im Perispor nachweisen lassen, ist diese Haut z. B. bei *I. Durieui* etwa 8—10 μ dick. Zur Zeit, wo das Exospor angelegt wird, also nach Leitgeb das Wachsthum der Specialwand aufhören soll, ist in den Mutterzellen derselben Species die Specialwand etwa 6—7 μ dick. Also ist das Perispor in jenem Stadium dicker als die Membran, aus deren innersten Schichten es durch Metamorphose entstehen soll! Ferner ist aber noch zu berücksichtigen, dass die Sporenzelle mit 8—10 μ dickem Perispor einen Durchmesser von etwa 0,3 mm — von Exospor zu Exospor — hat, die Sporenanlage, in der gerade das Exospor gebildet wird, aber nur einen solchen von 0,1 mm. Man müsste sich also auf Taf. I, Fig. 16 jede Sporenzelle nach allen Richtungen um das dreifache vergrössert denken, damit sie diese Grösse erreichte. Geschähe das lediglich durch Dehnung, so würden die Specialwände in ganz dünne Häutchen verwandelt werden, die überhaupt nicht mehr mit dem Perispor verglichen werden könnten, wenn man nicht die Annahme machen wollte, dass sie mindestens um das Zehnfache ihres Durchmessers gequollen wären. Alsdann wären sie aber viel zu substanzarm, als dass das ziemlich dichte Perispor aus ihnen lediglich durch »Metamorphose« hervorgehen könnte. Entweder wächst also die Specialmutterzellwand durch Intussusception und ihre innersten Lamellen verwandeln sich in das Perispor, oder aber, was viel wahrscheinlicher ist, das Perispor selbst wächst durch Intussusception. Für diese Art des Wachsthums spricht auch die verschiedene Ausbildung des Perispors bei den einzelnen Species.

Beruht aber das Wachsthum des Perispors der *Isoëtes*makrosporen auf Intussusception in eine oder mehrere Lamellen der Specialmutterzellwand, woran ich nicht zweifle, so haben wir bei *Isoëtes* den interessanten Fall, dass zwei in ihrer chemischen Beschaffenheit durchaus von einander abweichende und vom Plasmakörper getrennte Hautschichten, das Peri- und Exospor, gleichzeitig durch Intussusception sehr beträchtlich wachsen. Diese Folgerungen würden bedenklich erscheinen, wäre es mir nicht geglückt, Fälle aufzufinden, in denen ganz augenscheinlich derselbe Vorgang stattfindet, nämlich bei der Entwickelung der Makrosporen von *Selaginella*, wie ich später zeigen werde.

In den beiden verkümmernden Specialzellen der Mutterzellen von *I. Durieui* wird das Exospor meist etwas später angelegt, wie in den fertilen, ebenso das Mesospor. Die Spaltung des Exospors unterbleibt meist ganz, ebenso die Anlage des Perispors. Der ersteren Membran fehlt natürlich die netzgrubige Beschaffenheit, da die Specialwände nicht polsterförmig verdickt worden sind (vergl. Taf. I, Fig. 25). Es mag schon hier erwähnt sein, dass das Exo- und Mesospor dieser sich nur wenig vergrössernden, tauben Sporen, ebenso

wie die entsprechenden Membranen der normalen Sporen chemisch verändert werden. Der plasmatische Inhalt wird nicht vermehrt. In reifen Sporangien sind sie mit mehr oder weniger verschrumpften Wänden zwischen den normalen zu finden.

### 5. Weiterentwickelung der Sporenanlagen bis zur Sporenreife.

Während der Anlage der Sporenhäute hat die Quellbarkeit der Mutterzellmembranen, besonders der secundären Verdickungsschicht und der Mittellamellen zwischen den Specialmutterzellwänden, wesentlich zugenommen. Wenn in diesem Stadium die Zellwand der Mutterzelle durch einen gelinden Druck auf das Deckglas zersprengt wird, so treten die Specialmutterzellmembranen sammt den Sporen aus der nicht quellenden, geschrumpft zuzückbleibenden primären Mutterzellwand heraus und isoliren sich durch Verquellung ihrer Mittellamellen von einander. In solchen Präparaten scheinen die Specialwände vollständig verschwunden, gelöst zu sein. Durch Zusatz von etwas Methylenblau oder Rutheniumroth kann man sich aber sofort davon überzeugen, dass sie thatsächlich die Sporenanlagen noch umgeben.

Diese haben sich während der Bildung der Sporenhäute nicht vergrössert — ihr Durchmesser beträgt etwa 0,1—0,14 mm —, auch hat sich ihr Inhalt in keiner Weise verändert (vergl. Taf. I, Fig. 16 und 25). Sie beginnen erst nach der Anlage des Peri- und Mesospors infolge beträchtlichen Wachsthums ihrer Membranen, aber nicht, wie Tschistiakoff (I, S. 211) annimmt, infolge der Ausglättung der Exosporfalten (vergl. Anm. 2, S. 27), schnell an Umfang zuzunehmen.

Das Wachsthum des Exo- und Mesospors beruht, wie es scheint, fast ganz auf der Einlagerung der incrustirenden Substanzen: Gleich nach Beginn desselben lassen sich in diesen Häuten bei Behandlung mit Kalilauge die ersten Spuren einer Gelbfärbung nachweisen. Die Einlagerung nimmt sehr schnell, entsprechend dem Dicken- und Flächenwachsthum der Häute, zu, gleichzeitig auch die Widerstandsfähigkeit der Membranen gegen Kalilauge und Schwefelsäure. Als eine Folge dieser Substanzeinlagerung dürfte auch die allmählich eintretende Bräunung des Exo- und Mesospors zu betrachten sein, infolge deren bereits Sporen mit einem Durchmesser von 0,45 mm[1]) fast ganz undurchsichtig sind.

Mit der beträchtlichen Flächenvergrösserung der Sporenmembran sind in den Sporenanlagen sehr eigenartige Vorgänge verbunden, die hervorragendes Interesse bieten. Sie verlaufen bei allen untersuchten Arten in ähnlicher, aber nicht völlig übereinstimmender Weise.

Bei *I. Durieui* — dieser Species schliessen sich *I. hystrix* und *velatum* an — beginnt an 0,16—0,18 mm grossen Makrosporen, also kurze Zeit, nachdem die Sporenhäute angefangen haben zu wachsen, das Exospor unter Flächenvergrösserung sich allseits mit Ausnahme schmaler, den Scheitelkanten entsprechender Streifen von dem Mesospor abzuheben, sodass ein immer grösser werdender Raum zwischen diesen beiden Häuten entsteht. Selbstverständlich muss dieses Wachsthum der sich abhebenden Haut ohne Turgor stattfinden. Dass es überhaupt nicht die Folge einer passiven Dehnung sein kann, geht daraus hervor, dass die zu einem Netzwerk verbundenen Exosporfalten zunächst ohne jede Veränderung erhalten bleiben.

In diesem Zustande sieht es so aus, als ob das Mesospor, das etwa die Gestalt einer dreiseitigen Pyramide mit gewölbter Grund- und annähernd ebenen Seitenflächen angenommen

[1]) Im Folgenden ist der Durchmesser der Sporen immer von Perispor zu Perispor angegeben.

hat, mit den Pyramidenkanten an der Innenseite der Scheitelkanten des Exospors aufgehängt wäre (Taf. I, Fig. 31, 32 *mes*). Hier aber bleiben die beiden Membranen dauernd ziemlich innig verbunden: selbst durch Reagentien, in denen das Exospor stark in tangentialer Richtung quillt, lassen sie sich nicht von einander trennen.

Wenig später, nachdem sich beide Häute von einander gelöst haben, erfolgt — an Sporen mit einem Durchmesser von 0,2—0,24 mm — eine fast allseitige Abhebung des Mesospors vom Sporenplasma, das sich allmählich zu einer regelmässigen, nur am Sporenscheitel mit diesem in Berührung bleibenden Kugel abrundet. Dass diese Inhaltskugel nicht von einer Zellmembran umgeben wird, bedarf kaum eines Beweises. Sie wird nach aussen durch eine hyaline Plasmahaut, wie gewöhnlich, begrenzt, die sich durch nichts von anderen derartigen Häuten unterscheidet. Legt man Sporen von dem Alter der auf Taf. I, Fig. 26 abgebildeten in Wasser, so vergrössern sich nicht selten die Vacuolen der äussersten Plasmawaben derartig, dass ihre von der Plasmahaut umgebenen Aussenwände stark nach aussen vorgewölbt, und, nachdem ein gewisser Grad von Dehnung überschritten ist, zerrissen werden. Auch in etwas älteren Stadien, in denen das Plasma sich auf die Peripherie der Kugel zurückgezogen hat, ist die »festweiche« Plasmahaut bis zu einem gewissen Grade dehnbar; sie lässt sich niemals durch Plasmolyse vom übrigen Plasma trennen.

*I. lacustre* und *echinosporum* weichen hauptsächlich dadurch von den oben genannten Species ab, dass bei ihnen eine Trennung des Exospors und Mesospors entweder ganz unterbleibt oder doch nur ganz vorübergehend und in unerheblichem Maasse an der Basalfläche der Sporen stattfindet, dass vielmehr, gleich nachdem das Flächenwachsthum der Sporenhäute begonnen hat, in den Sporenanlagen mit einem Durchmesser von 0,12 : 0,1 mm das Exo- und Mesospor zusammen von dem zur Kugel sich abrundenden Plasmakörper sich abheben (Taf. I, Fig. 26): Dieser Vorgang findet entsprechend der abgeplatteten Gestalt der Sporenanlagen zuerst an den äquatorialen Theilen der Sporenhäute statt, während die Loslösung des Plasmas von der Basalfläche erst etwas später erfolgt. Die Plasmakugel bleibt nur am Sporenscheitel mit dem Mesospor in Berührung: Die Contactstelle liegt meist unmittelbar unterhalb des Sporenscheitels, doch beobachtete ich sie gelegentlich auch seitlich desselben, etwa in der Mitte eines der Scheitelleisten.

Die Veränderungen, die während dieser Vorgänge in dem Plasma eintreten, sind bei allen Arten sehr ähnlich: Der Plasmakörper der jugendlichen Sporenanlagen nimmt nicht an Masse zu, auch die den Kern umhüllenden Stärkekörnchen werden nicht vermehrt. Er vergrössert sich, bevor er sich zur Kugel abrundet, nur noch wenig, wobei das Plasma grosswabige Schaumstructur annimmt. Die Waben werden während der Abhebung der Häute vom Plasma immer grösser (Taf. I, Fig. 26), schliesslich fliesst dieses zu einzelnen dickeren und dünneren Strängen zusammen, die den Innenraum der Kugel durchsetzen. Auch diese Stränge werden während der (gegenüber der Grössenzunahme der ganzen Spore geringen) Vergrösserung der Kugel sehr bald ganz eingezogen, das gesammte Plasma ist jetzt zu einer ausserordentlich dünnen Blase geworden, die einen grossen Saftraum umschliesst; nur in ganz seltenen Fällen kommen auch in diesem Stadium noch einzelne, die Vacuole durchsetzende Plasmafäden vor. Das Gesagte wird am besten durch einen Vergleich der bei derselben Vergrösserung gezeichneten Figuren (Taf. I, Fig. 27, 28, 29—32) verständlich. Fig. 28 entspricht etwa dem in Fig. 26 stärker vergrössert reproducirten Stadium. Diese Figuren illustriren auch am besten, wie ausserordentlich beträchtlich das Flächen- und Dickenwachsthum der Membranen, sowohl des incrustirten Exo- und Mesospors wie auch des Perispors, ist, nachdem sich diese Häute vom Plasmakörper losgelöst haben. Man wird sich kaum dem Eindruck entziehen können, dass die in der Spore auf-

gehängte, die ganze Inhaltsmasse bildende Kugel sich gegenüber diesem Wachsthum inactiv verhält.

Der von den Stärkekörnern umgebene Kern, der ursprünglich im Innern gelegen war, wird während dieser Veränderungen in den peripherischen Plasmabeleg gedrängt und wandert meist, umgeben von den Stärkekörnern, nach dem Sporenscheitel, wo er bis zur Sporenreife liegen bleibt. Doch findet man ihn nicht allzu selten auch an anderen Stellen in der Plasmahülle vor.

Die Räume zwischen dem Exo- und Mesospor und zwischen diesem und dem Plasmakörper sind an lebenden Sporen durchaus hyalin, nur hier und da sind in ihnen einzelne kleinere oder grössere Körnchen vorhanden (Taf. I, Fig. 26), die stets in lebhafter Brown'scher Molekularbewegung sind. Daraus geht hervor, dass jene Räume jedenfalls nicht mit einer organisirten Gallerte — etwa einer gallertartig gequollenen Membran — ausgefüllt sein können, sondern dass in ihnen eine Flüssigkeit enthalten ist. Dafür spricht noch Folgendes. An Sporen, die einige Zeit in Wasser gelegen hatten, traten meist Veränderungen an der Plasmakugel ein: in manchen Sporen zerriss gelegentlich an einer Stelle die hyaline Plasmahaut, worauf einzelne aus dem Plasmakörper austretende Körnchen sich schnell in dem Raum zwischen Mesospor und Plasmakugel ausbreiteten, wo sie dauernd lebhafte Brown'sche Molekularbewegung zeigten; bei anderen, namentlich noch jugendlichen von *I. Durieui*, dehnte sich allmählich der Plasmakörper aus, bis er sich allseitig innig an das Mesospor angeschmiegt hatte, das sich seinerseits mehr oder weniger dem Exospor näherte. An unverletzten Sporen sah ich nach Behandlung mit Sublimat oder Alcohol in den Räumen keine Gerinnungsmassen; mit Farbstoffen — Anilinblau, Kongoroth, Rutheniumroth oder Methylenblau — gelang es mir weder vor noch nach der Behandlung mit Sublimat irgend eine intensive Färbung dieser Räume zu erhalten. Dagegen konnte ich an Mikrotomschnitten durch in Alcohol, Sublimat oder Flemming'scher Lösung fixirte Sporen von *I. lacustre*, *Durieui* und *hystrix* in den Räumen ausserordentlich zarte, meist unregelmässig netzartig verbundene Gerinnsel erkennen [1]), die die Pectinreactionen gaben, soweit ich das erkennen konnte. Offenbar war die Substanz, aus der sie bestehen, in geringer Menge in der die Räume erfüllenden Flüssigkeit gelöst und durch die Fixirung oder Härtung ausgefällt worden. Ob ähnliche Gerinnsel auch im Hohlraum des Sporangiums vorhanden sind, vermag ich nicht mit Bestimmtheit anzugeben: Ich sah fast stets welche, die aber auch durch die Gerinnung verquollener Partien der Specialmutterzellmembranen entstanden sein könnten.

Dass die eigenartigen Entwickelungsstadien der *Isoëtes*makrosporen thatsächlich normal sind, unterliegt, wie schon erwähnt, keinem Zweifel. Bei *I. Durieui* kann man sich infolge der Durchsichtigkeit ihrer Sporangienwände, die es gestattet, die jugendlichen Sporen in unverletzten Sporangien zu beobachten, mit Sicherheit davon überzeugen, dass die Sporenanlagen nach ihrer Befreiung aus denselben zunächst keinerlei Veränderungen erleiden, dass also auch nicht etwa die Abhebung der Häute erst in ihnen durch tangentiale Quellung eintritt. —

In der Litteratur habe ich über diese Jugendstadien nur eine ganz kurze Angabe bei Mettenius (III, S. 8; vergl. das Citat auf S. 44 ff. meiner Arbeit) gefunden, aus der nicht mit Sicherheit zu entnehmen ist, ob dieser Autor das vom Mesospor abgehobene Exospor oder die runde Plasmakugel innerhalb dieser Sporenhäute gesehen hat. Möglicherweise hat

---

1) Diese Schnitte waren selbstverständlich mit Wasser aufgeklebt worden, einige auch mit Eiweiss. Die Gerinnsel, die in Wasser nicht quellen, konnte ich meist erst nach Färbung mit Methylenblau erkennen.

schon Wahlenberg (I und II), der, wie hier hervorgehoben zu werden verdient, wohl zuerst die Entstehung der *Isoëtes*makrosporen in Tetraden beschrieben (I, S. 295; II, S. 166 ff.) und richtig abgebildet hat, in den jugendlichen Makrosporen von *I. lacustre* die von den Sporenhäuten getrennte Plasmakugel gesehen. Zwei seiner Figuren (I, Taf. XXVI, *K* und *L*) legen diese Annahme sehr nahe.

Auf die Bedeutung der im Bisherigen beschriebenen Entwickelungsstadien für unsere Anschauungen über Membranwachsthum überhaupt werde ich in einem späteren Abschnitt eingehen. —

Die Sporenhäute nehmen, wie früher erörtert, nach ihrer Abhebung von einander und vom Plasmakörper ziemlich lange Zeit beträchtlich an Umfang und Dicke zu, Exo- und Mesospor werden immer stärker incrustirt. Wann im Mesospor die Tüpfel angelegt werden, habe ich bisher nicht feststellen können. Das Exospor erhält allmählich die Structur, die es an reifen Sporen besitzt, indem die vorspringenden Fältchen sich immer mehr ausgleichen; die bisher entsprechend der Gestalt der Mutterzellen stark vom Scheitel- zum Basalpol abgeplatteten Mutterzellen (vergl. Taf. I, Fig. 25, 26, 29) nehmen nun annähernd Kugelgestalt an. Der Plasmakörper vergrössert seinen Umfang zunächst nur langsam; nachdem die Sporenanlagen aber eine gewisse, bei den einzelnen Arten verschiedene Grösse erlangt haben, fängt er an, sich schnell auszudehnen, ohne dass aber die Plasmamasse irgendwie nennenswerth vermehrt würde. Bei *I. lacustre* und *echinosporum* dauert die Ausdehnung so lange, bis das Plasma wieder allseitig den Sporenhäuten anliegt; bei *I. Durieui* und *hystrix* schmiegt sich der Plasmakörper an das Mesospor an, worauf dieses sich, wie es scheint, durch geringe Dehnung dem Exospor wieder anlegt, indem gleichzeitig seine Falten vollständig ausgeglichen werden. An Mikrotomschnitten kann man während dieser Vorgänge das allmähliche Verschwinden der feinen Gerinnsel in den Sporen feststellen.

Das Stadium, in dem das Plasma wieder den Sporenhäuten anliegt, tritt bei den untersuchten Species bei recht verschiedener Grösse der Anlagen ein: bei *I. lacustre* und *Durieui* erst, wenn die Sporen 0,5 mm Durchmesser besitzen, bei *I. hystrix* und *echinosporum* dagegen schon bei einem solchen von 0,28—0,3 mm. Demnach findet bei allen diesen Arten der grösste Theil des Flächen- und Dickenwachsthums der Häute statt, solange das Plasma von ihnen abgehoben ist.

Erst nachdem dieses Stadium erreicht ist, das, ebenso wie die jugendlicheren wegen der auffallenden Inhaltsarmuth der Sporen einen durchaus anomalen Eindruck macht und mich deshalb veranlasste, mit so grosser Sorgfalt festzustellen, dass es der normalen Entwickelung angehört, wird der Inhalt der Sporen, die noch immer an Umfang zunehmen, allmählich vermehrt.

Zunächst treten überall in dem äusserst dünnen Plasmabeleg zahlreiche kleine Stärkekörnchen auf. Wenig später, nachdem die Sporen etwa ihre definitive Grösse erlangt haben — wenigstens bei *I. Durieui* und *I. lacustre* — erfolgt die Bildung einer neuen, zunächst in Wasser ziemlich quellenden, Hautschicht, die aus reiner Cellulose besteht und in etwas gequollenem Zustande sehr schöne lamellöse Structur besitzt. Ich habe sie Endospor genannt, weil sie in ihrer Bildungsweise und ihrer chemischen Beschaffenheit grosse Aehnlichkeit mit den als Endosporien bezeichneten Membranen anderer Sporen zeigt. An diese Haut wird kurz vor der Sporenreife noch eine dünne Lamelle angelagert, die die Pectinreactionen giebt.

Zur Zeit der Anlage des Endospors sind die Sporen noch immer ausserordentlich inhaltsarm: nun erst füllen sie sich allmählich mit Inhaltsstoffen reichlich an, deren Bildungsmaterial selbstverständlich die dicken Sporenmembranen durchwandern muss: ein Beweis,

wie durchlässig diese Häute trotz der Einlagerung der incrustirenden Substanzen für gewisse Stoffe sind. Das Plasma nimmt sehr beträchtlich an Masse zu, es erscheinen in ihm zahlreiche winzige Oeltröpfchen, die allmählich zu grösseren Tropfen zusammenfliessen. Auch die Stärkekörner nehmen zunächst noch eine Zeit lang an Zahl zu, sie verschwinden aber später vor der Sporenreife wieder vollständig, während das Oel dauernd vermehrt wird. Zuletzt ist der Innenraum dicht mit Plasma und Oel ausgefüllt. —

Die Jugendstadien der Sporen von der Anlage des Exospors bis zu der des Endospors werden in allen Makrosporangialblättern in ziemlich kurzer Zeit, in 1—2 Monaten, durchlaufen, aber die letzten Reifungserscheinungen der Sporen — die Anfüllung mit den Eiweiss- und Reservestoffen — nehmen wesentlich längere Zeit, mehrere Monate, in Anspruch: obwohl die Anlagen von der Theilung der Mutterzellen bis zur Ausbildung des Endospors bei *I. Durieui* und *I. lacustre* nur $1^1/_2$—2 Monate brauchten, sah ich doch völlig reife Sporen von ersterem erst 4—5, von letzterem etwa 4 Monate später, also, da bei dieser Art die Anlage der Makrosporangien Anfang Juni beginnt, erst im November. Mit dieser Beobachtung stimmen die Angaben Mer's (II) durchaus überein. Gay (I, S. 413 ff.) will schon Ende August in den Seen des französischen Centralplateaus reife Makrosporen gefunden haben; ich möchte aber glauben, dass sie noch nicht völlig ausgereift waren. Für unsere Gegenden nicht richtig ist jedenfalls die Angabe bei Luerssen (I, S. 856) für *I. lacustre*: »die Sporen reifen im Juli und August.« —

Die Einlagerung der Kieselsäure lässt sich in dem Perispor, das dauernd mit den übrigen Sporenhäuten an Umfang und Dicke zunimmt, erst ziemlich spät durch Glühen nachweisen. Bei *I. lacustre* und *I. Durieui* wird es noch an 0,35 mm grossen Sporen von Kupferoxydammoniak sehr leicht gelöst. Etwas widerstandsfähiger wird es erst an 0,4 mm grossen Sporen. Es zersplittert dann bei Ausübung eines geringen Druckes auf die Sporen leicht in grössere oder kleinere scharfkantige Stücke, die noch ziemlich lange von Chromsäure gelöst werden. Beendigt ist die Einlagerung der Kieselsäure erst kurz vor der Reife.

Die Zellen der Sporangienwand und der Trabeculae sind während der ganzen Sporenentwickelung sehr reich an Stärke, die den Tapetenzellen zunächst vollständig fehlt. Die letzteren verlieren ihren reichen plasmatischen Inhalt, nachdem sich in den Sporen das Plasma wieder ausgedehnt hat. Nun treten zahlreiche Stärkekörnchen in ihnen auf, die nach Anlage des Endospors mit den letzten Plasmaresten vollständig verschwinden. Alsdann schrumpfen die Membranen der Tapetenzellen stark. Die Ernährung der Sporen muss also nun von den Zellen der Sporangienwand und der Trabeculae allein besorgt werden. Bis zur Reife sind die Sporenanlagen von einer Flüssigkeit umgeben, die beim Anstechen aus dem Sporangium in Tropfenform herausdringt. Obwohl sie auf dem Objectträger zu einer klebrigen Masse eintrocknet, die sich mit den Pectinfarbstoffen lebhaft tingirt, mit Jodchlorcalcium gelbbraun gefärbt und in Kalilauge gelöst wird, konnte ich doch mit Alcohol oder Sublimat in ihr keinerlei Gerinnungen erzeugen. Fehling'sche Lösung wird von ihr nicht reducirt. Diese Flüssigkeit verschwindet in den Sporangien erst, nachdem die Sporen vollständig reif geworden sind. Dies sowie die Verfärbung sind die sichersten Anzeichen für die völlige Reife der Sporen.

Die ganze Entwickelung der *Isoëtes*makrosporen von der Anlage der Membranen bis zur Reife lässt sich in zwei Hauptabschnitte theilen, die sich folgendermaassen charakterisiren lassen:

1. Abschnitt. Sehr beträchtliches Flächen- und Dickenwachsthum der Sporenhäute verbunden mit der Incrustirung des Exo- und Mesospors, ohne jede Vermehrung des Sporeninhaltes, der als ganz unscheinbare, nur aus einer dünnen Schicht bestehende Kugel von den Häuten abgehoben ist und einen durchaus inactiven Eindruck macht.

2. Abschnitt. Ausdehnung des Plasmakörpers, Anlage des Endospors und sehr erhebliche Vermehrung des Sporeninhaltes, begleitet von nur noch geringem Wachsthum der Sporenmembranen. —

Diese beiden Phasen finden sich möglicher Weise auch bei den Sporen anderer Genera und auch bei vielen Pollenkörnern wieder, soweit man dies nach den spärlichen Litteraturangaben über die Veränderungen der Sporen- und Pollenkornanlagen nach der Entstehung ihrer Membranen beurtheilen kann. So giebt Strasburger (III und V) für eine grosse Zahl der von ihm entwickelungsgeschichtlich untersuchten Pollenkörner, z. B. für die von *Malva* (III, S. 89 ff.), *Geranium* (S. 93 ff.), *Gaura* (S. 97 ff.), *Scabiosa* (S. 100 ff.) und *Cucurbita* (III, S. 103; V, S. 72), neuerdings auch bei *Althaea* (VI, S. 556) an, dass sich während der Anlage und des Wachsthums der Exine der Plasmakörper »erschöpft«. Bei *Malva* heisst es sogar (III, S. 89): »In der Bildung der inneren Verdickungsschicht erschöpft sich der protoplasmatische Inhalt des Pollenkornes und füllt dasselbe nicht mehr aus[1].« Ich vermuthe nach meinen Beobachtungen an den *Isoëtes*sporen, dass das Plasma sich in der Hautbildung nicht erschöpft, sondern dass es während derselben und während des Wachsthums der Exine nicht zunimmt, dass seine Masse also zunächst etwa so gross bleibt wie in den Specialmutterzellen. Mit dieser Annahme würden z. B. die Zeichnungen Strasburger's für *Gaura biennis* (III, Taf. VI, Fig. 39—55) völlig in Einklang stehen[2]. Diese Frage bedarf also erneuter Untersuchungen. Erst nachdem die Exine durch beträchtliches Wachsthum die für jede Art charakteristische Beschaffenheit erlangt hat, füllt sich die Zelle allmählich wieder mit Plasma an. Nun erst wird die Intine angelegt. Auch für die Sporen von *Marsilea* giebt Strasburger an (III, S. 131), dass sie während der Ausbildung des Exospors und des Perispors »wenig Plasma aufzuweisen« haben. Erst in älteren Stadien sollen sie sich mit Inhaltsstoffen anfüllen, worauf das Endospor gebildet wird. —

Die Entwickelungsgeschichte der Mikrosporen von *Isoëtes* und von *Selaginella* habe ich nicht näher verfolgt. Ich kann aber mit Bestimmtheit versichern, dass in ihnen niemals eine Abhebung der Sporenhäute erfolgt.

---

[1]) Ich kann auf diese Angaben nicht allzu viel Werth legen, weil Strasburger, wie es scheint, nur Alcoholmaterial untersucht hat.

[2]) Strasburger sagt dagegen bei dieser Species (III, S. 97): »In meinen Alcoholpräparaten bildet der nach Anlage der Wand erschöpfte Inhalt der Pollenzelle nur noch ein unscheinbares Klümpchen (Fig. 49).«

## III.

## Bau der reifen Sporen der Selaginellaarten.

Die reifen Makrosporen [1]) von *Selaginella* gleichen in mancher Beziehung sehr denen von *Isoëtes*. Sie haben bei fast allen Arten Kugelgestalt. Entsprechend ihrer tetraëdrischen Anordnung in der Mutterzelle erheben sich auf ihren Scheiteln drei unter Winkeln von 120° zusammenstossende Scheitelkanten als mehr oder weniger flügelartig vorspringende Leisten. Randkanten fehlen, wie es scheint, bei allen *Selaginella*species vollständig. Die Verzierungen der Sporen sind ebenso mannigfaltig wie bei den *Isoëtes*arten. Ihre Grösse schwankt bei den einzelnen Arten etwa zwischen 0,25—0,85 mm; die grössten fand ich bei *S. scandens* (0,85 mm), zu den kleinsten gehören nach A. Braun (II) z. B. die von *S. erythropus* Spr. und *serpens* Spr. (0,25 mm). Bei *S. spinulosa* A. Br. und *S. Galeottii* Spr. beträgt ihr Durchmesser 0,6—0,65 mm, bei *S. helvetica* Lk. 0,4—0,45 mm und bei *S. Martensii* Spr. 0,33 mm. Die Sporen sind bei fast allen Arten weiss oder gelbweiss, schwarz nach A. Braun (II) die von *S. inaequalifolia* Spr., dunkelbraun die von *S. pubescens* Spr. gefärbt.

Die Wandung besteht wie bei den *Isoëtes*arten aus vier — bei manchen Species nur aus drei — Membranen, nämlich

1. einem sehr dünnen, verkieselten Perispor, das vielen Arten aber ganz fehlt;
2. dem gelb bis gelbbraun gefärbten, oft in zwei Schichten differenzirten Exospor;
3. dem sehr dünnen, gelblich gefärbten, leicht vom Exospor zu trennenden Mesospor und
4. dem aus Cellulose bestehenden Endospor.

In der Litteratur werden stets nur zwei Membranen unterschieden, indem das Mesospor bald als innerste Schicht des Exospors betrachtet wurde, z. B. von Mettenius (III, S. 7) und Pfeffer (II, S. 20), der zuerst erkannte, dass das Endospor mit Chlorzinkjod sich violett färbt, bald als »innere Haut« oder »Intine« z. B. von Bischoff (I, S. 182), oder auch als äussere Schicht der »Intine« von Heinsen (I).

Das gelb bis gelbbraun gefärbte Exospor ist bei allen untersuchten Arten sehr dick: z. B. bei *S. spinulosa* 20—35 μ, bei *S. Galeottii* und *S. helvetica* 25—30 μ, bei *S. Martensii* 20—25 μ. Es bildet in Form von Vorsprüngen und warzenartigen Verdickungen auf seiner Aussenseite die Verzierungen der Sporenoberfläche (vergl. Taf. II, Fig. 14 *ex*), seine Innencontour ist stets vollständig glatt. Die Scheitelleisten kommen meist durch eine Faltung desselben zu Stande. Es besteht bei vielen Species aus zwei allmählich ineinander übergehenden Schichten, von denen die äussere, von geringerer Dicke als die innere, mehr oder weniger vollständig hyalin, die innere aber fein gekörnelt ist. Beide Schichten sind sehr deutlich bei *S. Galeottii* (Taf. II, Fig. 27 *ex*), weniger deutlich bei *S. helvetica* (Taf. II, Fig. 14 *ex*) und *S. Martensii*. *S. spinulosa* scheint diese Differenzirung stets ganz zu fehlen. Reagentien gegenüber verhält sich das Exospor aller Arten wie die gleiche Hautschicht der *Isoëtes*makrosporen.

Bei manchen Arten, wie es scheint, bei allen zur Abtheilung der Articulaten gehörenden, so auch *S. Galeottii* (Taf. II, Fig. 27 *per*), wird das Exospor von einer äusserst dünnen

[1]) Genaue Angaben über die Oberflächensculptur und die Grössenverhältnisse der Makrosporen sind für die meisten Arten — wenigstens für die zahlreichen in europäischen Gärten cultivirten — zu finden bei Spring (I) und A. Braun (II). Sie fehlen dagegen vollständig in der neueren Zusammenstellung der Arten von Baker (I).

Hautschicht überzogen, die nur an seinen Vorsprüngen eine grössere Dicke erreicht, indem hier von ihr sehr stark vorspringende Leisten gebildet werden: Sie sind bei *S. Galeottii* etwa 35 μ lang und 25 μ breit und bewirken die tief netzgrubige Areolirung der Sporenoberfläche. Diese von mir als Perispor bezeichnete, in den Leisten grau gefärbte und fein gekörnelte Membran ist sehr stark verkieselt: Sie bleibt beim Glühen der Sporen unverändert zurück. Uebrigens ist auch in den äussersten Schichten des Exospors etwas Kieselsäure eingelagert, die bei *S. Galeottii* als feines Häutchen innerhalb des Perisporskeletts zu erkennen ist. Bei den Arten, denen das Perispor fehlt, sind nur die äussersten Exosporschichten verkieselt (vergl. S. 10).

Das Mesospor (Taf. II, Fig. 14 *mes*) gleicht in jeder Beziehung sehr der entsprechenden Haut in den *Isoëtes*sporen: es ist bräunlich gefärbt, besitzt nur geringe Dicke, bei *S. helvetica* 1 μ, *Martensii* 1,5 μ, *spinulosa* 3 μ und *Galeottii* 3,5—5,4 μ, und lässt sich sehr leicht vom Exospor trennen, während es mit dem Endospor fest verbunden ist. Tüpfel fand ich in ihm bei keiner Art. Es verhält sich gegenüber Reagentien wie das Exospor.

Auch das Endospor stimmt mit dem von *Isoëtes* überein. Diese hyaline Hautschicht ist bei *S. helvetica* 3—4 μ, bei *S. spinulosa* 5—6,5 μ, bei *S. Galeottii* sogar 10—12 μ dick. Bei der letzten Art hat das Endospor eine eigenthümliche Structur. Dem Mesospor sitzen einzelne rundliche, im Querschnitt halblinsenförmige Cellulosepolster auf, von deren Oberfläche senkrecht in die nach innen an sie angrenzenden und die Vertiefungen zwischen ihnen ausfüllenden Celluloselamellen Strahlen von scheinbar besonders dichter Substanz ausgehen. Das Endospor zeigt Cellulosereaction. Nur eine seiner Innenseite angeschmiegte Lamelle bleibt bei Behandlung mit Kupferoxydammoniak genau wie bei *Isoëtes* ungelöst und verhält sich nach Art der Pectinkörper.

Der Inhalt der reifen Sporen besteht aus Protoplasma, in das sehr zahlreiche kleinere und grössere Oeltröpfchen und Proteïnkörner eingelagert sind. Stärkekörner fehlen im Gegensatz zu den *Isoëtes*sporen in den jugendlichen und reifen Sporen vollständig. Die Inhaltsstoffe füllen den Innenraum der Sporen meist nicht ganz aus: z. B. fand ich bei *S. Galeottii* im Innern der Sporen stets noch eine kleinere oder grössere Vacuole.

---

## IV.

## Entwickelungsgeschichte der Selaginellamakrosporen.

Die Entwickelungsgeschichte der Makrosporen von *Selaginella*, über die wie bei *Isoëtes* in der älteren Litteratur auffallend wenige Angaben zu finden sind, ist zum ersten Male von Heinsen (I) ziemlich eingehend, wenn auch keineswegs lückenlos verfolgt worden. Die höchst eigenartigen Resultate, zu denen dieser Autor gelangte, sind aber schon deshalb nicht einwandfrei und liessen eine Nachprüfung wünschenswerth erscheinen, weil er zur Controlle der lediglich an Mikrotomschnitten gewonnenen Ergebnisse kein lebendes Material untersucht und nirgends den sicheren Nachweis geführt hat, dass die beobachteten Jugendstadien wirklich in der beschriebenen Weise aufeinander folgen, im Besonderen, dass sich aus

ihnen normale, reife Sporen entwickeln. Er untersuchte, wie mir scheint, nur Treibhauspflanzen [1]).

Heinsen gelangte etwa zu folgenden Ergebnissen:

Die Spore entsteht endogen in der Specialmutterzelle, indem sich eine aussen allseits vom Plasma umgebene »Plasmaschale« in die »Sporenhülle« verwandelt (S. 481). Dafür, dass diese Hülle und die sie einschliessenden Substanzmassen aus Plasma bestehen, gilt als Beweis, dass sie (S. 470) »durch Plasmatinctionsmittel, insbesondere durch Anilinblau gleich lebhaft gefärbt« werden. Sobald die jugendliche Spore etwas älter geworden ist, beginnt in der zunächst einheitlichen Hülle die »Differenzirung« in »Exine« und »Intine« (S. 482). Zwischen beiden Schichten »entsteht nun ein feiner Riss, doch scheidet derselbe die ineinander liegenden Ringe anfänglich nicht völlig; beide hängen nämlich durch Verbindungsbalken zusammen«. »Zwischen diesen Verbindungsbalken befindet sich desorganisirte Substanz.« Woher sie kommt und woraus sie besteht, darüber fehlt jede Angabe. Etwa gleichzeitig differenzirt sich das die Sporen umhüllende Plasma in dichtere und weniger dichte Streifen, die »in radialer Richtung den Raum zwischen Exine und Specialmutterzellmembran« (S. 482) füllen. Indem die dichteren Streifen oder Strahlen später von der letzteren losgetrennt werden, mit der »Exine« aber fest verbunden bleiben, entstehen die Verzierungen der Sporenoberfläche [2]). Die weniger dichten Streifen werden (S. 484) »von der inneren Spore verwerthet«: »Da ... die Exine im reifen Zustande porös ist, ... so darf ich jedenfalls mit Bestimmtheit annehmen, dass die Exine von jenen Plasmastreifen durchsetzt ist.« Währenddessen hebt sich diese Membran an der Basalfläche und an den äquatorialen Theilen der Spore immer mehr von der »Intine« ab, wobei die »Verbindungsbalken zunächst gedehnt werden und dann häufig in der Mitte reissen« (S. 483). Nur am Sporenscheitel bleiben beide Häute stets mit einander verbunden. Die »desorganisirte Masse« hebt sich ebenfalls von der »Exine« ab und liegt »jetzt der äusseren Wölbung der Intine halbmondförmig« an. Die Verbindungsbalken verschwinden vollständig. Während dieser Zeit zieht sich das Plasma, das »anfangs lückenlos« gewesen, sodann »netzartig« geworden war (S. 493), »an die Intine« zurück, »um hier wandständig zu werden« (S. 484). Die Hohlräume in dem Plasmanetzwerk sind mit »Fetten und Oelen« angefüllt, weil mit schwachem Alcohol behandeltes Material »mit Osmiumsäure eine Schwärzung innerhalb der Hohlräume« ergab (S. 471). Wenn das Plasma wandständig wird, fliessen »die gesammten Hohlräume ... zu einer einzigen, fetterfüllten Vacuole zusammen«. So lange es »netzartig« ist, hat der Kern eine eigenthümliche Structur: »In der Mitte dieses Kernes ist eine grosse Vacuole vorhanden, ausserdem enthält er noch einen oder zwei grosse Nucleolen, von denen jeder ein oder zwei Körperchen in sich birgt, über deren Natur ich keine Klarheit gewinnen konnte« (S. 470). »Die Structurverhältnisse der Intine sind inzwischen wesentlich anders geworden« (S. 484). Man kann an ihr zwei Schichten erkennen, eine äussere körnige und eine innere, die »wellenartige Zeichnung« besitzt.

Nun erst fangen die Exine und die »äussere Intine« an »zu cuticularisiren« (S. 485).

---

[1]) Heinsen nennt leider die Arten nicht ausdrücklich, die er untersucht hat und auf die seine Beschreibung passt. Die Figuren (I, Taf. XVI) beziehen sich zur Hälfte auf *S. Martensii*, deren Sporen häufig anomal sind, im Uebrigen auf »*S. lepidophylla*« und »*S. brasiliensis*«. Die Autorenangabe fehlt bei beiden. Ich vermuthe, dass *S. pilifera* A. Br. und *S. apus* Spr. gemeint sind, die unter jenen Namen in vielen Gärten cultivirt werden (vergl. A. Braun, II).

[2]) Das wird von Heinsen zwar nicht ausdrücklich gesagt, geht aber aus dem Text und den Abbildungen deutlich hervor.

was Heinsen lediglich aus Tinctionen mit den heterogensten Farbgemischen[1]) geschlossen hat. In jugendlicheren Stadien wurde durch Chromsäure »alles« »völlig zerstört« (S. 482): »es war noch keine Spur von Cuticularisirung festzustellen«! Die innere Schicht der Intine besteht dagegen aus Cellulose (S. 491).

Die Intine ist nun völlig ausgewachsen. (S. 489): »Hiernach findet aber eine entschiedene Dehnung derselben statt. Das zunehmende Volumen des Inhaltes in der Intine drückt dieselbe allmählich an die Exine. Bei der Streckung, welche dieselbe hierbei erfährt, wird sie immer dünner. Wenn sie der Exine völlig anliegt, gleicht sie nur noch einem schmalen Häutchen.« Nun nimmt der Plasmakörper an Masse zu, es treten zahlreiche Proteïnkörner in seinem Innern auf.

Plasmareactionen — mit Millon's Reagens, Zucker und Schwefelsäure — konnte Heinsen mit den Sporenhäuten nicht erhalten. Die Grössenzunahme der Exine beruht nach ihm nicht auf Dehnung, sondern ist »einer Lebensäusserung der Membran selbst« zuzuschreiben (S. 487). S. 488: »Die äussere Sporenmembran zeigt . . . auch noch in dem Stadium ein bedeutendes Wachsthum, wo der schon cuticularisirten Exine weder nach Innen noch nach Aussen eine Plasmaschicht anliegt.« Das Wachsthum ist am intensivsten an der Basis der Sporen, »also in dem Theil der Exine, welcher am weitesten von jener Stelle entfernt ist, wo Plasma, Intine und Exine dicht nebeneinander liegen.« —

Wie schon in der Einleitung erwähnt wurde, weichen meine Beobachtungen in sehr vielen Punkten von denen Heinsen's ab.

Ich untersuchte die Sporenentwickelung vollständig bei *S. helvetica* Lk. und *S. spinulosa* A. Br., unvollständig bei *S. Martensii* Spr. und *Galeottii* Spr. *S. helvetica* wächst reichlich im botanischen Garten in Strassburg i. E., wo alle Individuen sich ganz normal entwickeln und reichlich reife Sporen produciren. Zum Vergleich wurden lebende und fixirte Sporen untersucht, die ich im Mai 1899 in der Reussschlucht bei Goeschenen gesammelt hatte. Das Material von *S. spinulosa* stammte vom Feldberg im Schwarzwalde, wo sie am Ostabhang des Seebuck in Menge wächst, und aus der Reussschlucht zwischen Goeschenen und Andermatt. Von *S. Galeottii* werden im Warmhaus des Strassburger botanischen Gartens mehrere Exemplare cultivirt, deren Sporen in durchaus normaler Weise reifen. *S. Martensii* eignet sich nicht zur Untersuchung, weil die Makrosporangien in vielen Aehren vollständig fehlen, in den übrigen sehr unregelmässig zwischen den Mikrosporangien zerstreut sind, und weil sich viele Sporen anomal entwickeln. Ich wählte diese Art nur, um meine Beobachtungen genau mit denen Heinsen's vergleichen zu können, der gerade diese Art eingehend studirt zu haben scheint.

Die Untersuchung der Makrosporenentwickelung ist bei allen Selaginellen mit grossen Schwierigkeiten verbunden, einerseits wegen der Kleinheit der Mutterzellen und der jugendlichen Sporangien, andererseits weil sich in jedem derselben nur eine Mutterzelle entwickelt: Gleichwohl habe ich bei allen Arten die meisten Jugendstadien auch an lebendem Material studiren können. Die Untersuchung wird ferner bei vielen Arten dadurch sehr erschwert, dass die Makrosporangialblätter in nur geringer Zahl zerstreut zwischen den Mikrosporangien tragenden vorkommen. Am günstigsten sind in dieser Hinsicht die deutschen Arten, in deren Aehren eine ungewöhnlich grosse Anzahl von Makrosporangialblättern gebildet wird. Ueber die Stellung der letzteren in der Aehre und über die Zeit der Sporenreife möchte ich an dieser Stelle noch Folgendes bemerken.

---

[1]) Nämlich mit den Gemischen von Gram, Peters und Biondi.

Bei *S. spinulosa* tragen alle Blätter in der unteren Hälfte der langen Aehre nur Makro-, in der oberen nur Mikrosporangien. Die Zahl jener beträgt etwa 20—30. Bei fast allen anderen Arten sind dagegen die Makrosporangien nicht gleichmässig um die ganze Aehrenaxe vertheilt: sie werden vielmehr an den orthotropen Aehren nur in oder über den Achseln derjenigen senkrecht übereinander stehenden Blattzeilen gebildet, die den beiden Blattreihen der Unterseite der plagiotropen Laubsprosse entsprechen. Es ist seltsam, dass dies bisher fast ganz unbeachtet geblieben ist, obwohl die Thatsache der ungleichmässigen Vertheilung der Sporangien in der Aehre schon seit langem bekannt ist (vergl. z. B. Spring I, S. 312). Nur Hofmeister (II, S. 119) untersuchte meines Wissens bei »*S. denticulata*« (nach A. Braun III, S. 195 ff. wahrscheinlich = *S. Kraussiana* Kunze), in welcher Blattzeile das Makrosporangium steht: »Bei *Selaginella denticulata* wird nur das unterste Sporangium jedes Fruchtstands zur Kugelkapsel; dasjenige, welches in der Achsel der untersten derjenigen Längsreihe von Blättern der Aehre sich bildet, welche senkrecht über dem letzten Unterblatte beziehentlich der rechten oder der linken Seite des Sprosses vorhergehender Ordnung steht.« Ganz ebenso verhalten sich nach meinen Beobachtungen *S. Galeottii*, *sulcata* Spr., wie es scheint, überhaupt alle Articulaten, bei denen in jeder Aehre nur ein Makrosporangium gebildet wird. Bei *S. Martensii* sind die Makrosporangien, die ganz unregelmässig zwischen die Mikrosporangien eingestreut sind, ebenfalls stets auf die genannten Blattzeilen beschränkt, desgl. bei *S. helvetica*, in deren ausserordentlich langen Aehren sie sich in den untersten 10—20 Blättern der unteren Blattreihen befinden, während sämmtliche Blätter der oberen Zeilen Mikrosporangien tragen. —

Die Anlage der Aehren scheint bei *S. spinulosa* in der Reussschlucht im April zu beginnen. An den gegen Ende Mai gesammelten Exemplaren waren schon die meisten Makrosporangialblätter angelegt. In jeder Aehre fand ich alle Stadien von der ersten Anlage der Mutterzellen bis zu Sporen, in denen die Häute vom Plasmakörper abgehoben waren. Bei den Mitte Juli am Feldberg gesammelten Pflanzen, an denen ich bereits viele Mikrosporangialblätter fand, waren die Sporen in den jüngsten Makrosporangialblättern in demselben Stadium; in den ältesten hatten sie bereits ihre endgültige Grösse erreicht und füllten sich allmählich mit Plasma an. Die Sporenreife scheint dort gegen Anfang August zu beginnen. Im Jahre 1895 waren die Sporen in der Reussschlucht schon Mitte August zum Theil ausgefallen.

Bei *S. helvetica* beginnt die Anlage der Aehren im Strassburger Garten bereits im März. Gegen Mitte April sind schon zahlreiche Makrosporangien gebildet, in den ältesten sind die Sporen schon ziemlich gross: die Häute von einander und vom Plasmakörper abgehoben. Etwa von Mitte Mai werden nur noch Mikrosporangialblätter gebildet. Anfangs Juni haben in den untersten Makrosporangien die Sporen schon ihr Wachsthum beendigt; sie füllen sich mit Plasma an. Die Sporenreife beginnt etwa Ende Juni und dauert bis Anfang August. In der Reussschlucht werden die Aehren erst Anfang Mai angelegt. Ende Mai sind sie dort so weit, wie Mitte April im Garten.

Bei *S. Galeottii* wurden die Sporangienstände im December und Januar angelegt. Die Makrosporen reiften von Mitte März bis Mai.

Ob bei *S. Martensii* im Warmhaus gewisse Fructificationszeiten eingehalten werden, habe ich bis jetzt nicht mit Sicherheit feststellen können. In den Aehren, die vom April bis zum Juni gebildet wurden, fehlten die Makrosporangien fast stets vollständig. Ich fand sie erst in solchen, die von Mitte Juni bis Mitte Juli angelegt wurden.

### 1. Anlage, Ausbildung und Theilung der Makrosporenmutterzellen.

Die Makro- und Mikrosporangien von *Selaginella* entwickeln sich bekanntlich zunächst durchaus übereinstimmend. Erst nachdem ein sporogenes Gewebe in ihnen ausgebildet worden ist, das von einer dreischichtigen Sporangienwand umgeben wird, treten in ihrer Entwickelung Abweichungen ein. In den Mikrosporangien füllen sich alle Zellen des sporogenen Gewebes mit Plasma an, in den Makrosporangien dagegen wird nur in einer einzigen, der späteren Mutterzelle, der Inhalt vermehrt. Infolgedessen entstehen in den übrigen Zellen bei ihrer weiteren Vergrösserung grosse Vacuolen (Taf. II, Fig. 1), wobei das Plasma und die Kerne wandständig werden. Die Mutterzelle, durch ihren reichen Inhalt in Schnitten leicht kenntlich, stellt ihr Wachsthum ein, wenn ihr Durchmesser etwa 20—22 μ beträgt, die sterilen, wenn sie 16—20 μ bei *S. helvetica* und *S. spinulosa*, 10—15 μ bei *S. Martensii* gross geworden sind. Da infolge des fortdauernden Wachsthums der Wand des Sporangiums dessen Innenraum sich noch sehr vergrössert, so trennen sich die »sterilen« Mutterzellen, die sich an den Kanten abrunden, in Sporangien mit einem Durchmesser von 0,17 : 0,13 mm von den Tapetenzellen und von einander. Die fertile Mutterzelle nimmt nun annähernd Kugelgestalt an (Taf. II, Fig. 2). An die bisher sehr dünne (etwa 0,5 μ) Membran der sterilen und fertilen Zellen wird, ähnlich wie in den Makrosporenmutterzellen von *Isoëtes* und in vielen anderen Fällen, z. B. bei manchen Lebermoosen: *Grimmaldia*, *Riccia*, *Sphaerocarpus* (vergl. Leitgeb I, S. 52), eine secundäre Verdickungsschicht angelagert, die in jenen ziemlich dünn bleibt, in diesen etwa 1 μ dick wird (Taf. II, Fig. 3 *sek*). Bei *S. spinulosa* erfolgt die Anlage dieser Membran, die sich wie die Pectinstoffe gegen Reagentien verhält, schon, ehe sich die Zellen von einander trennen. In den sterilen Mutterzellen treten bis zur Sporenreife keine Veränderungen weiter ein.

Meine Beobachtungen stimmen mit den meisten Angaben in der Litteratur, z. B. auch mit denen Hofmeister's (II, S. 119 ff.), der richtig erkannte, dass in jedem Sporangium sich nur eine Mutterzelle theilt, völlig überein, dagegen nicht mit denen Campbell's und Bower's. Jener sagt (II, S. 503 ff.), die sterilen Zellen blieben erst dann im Wachsthum zurück, nachdem sie sich in Tetraden getheilt hätten. Das habe ich bei keiner Art gesehen. Nach Bower (I, S. 525) sollen bei *S. spinulosa* die sterilen Zellen nach der Theilung der Mutterzelle desorganisirt werden. Auch das habe ich niemals beobachtet.

Die Makrosporangien werden also bei *Selaginella* und *Isoëtes* in ganz verschiedener Weise angelegt. Während bei *Isoëtes* ein sporogenes Gewebe nicht gebildet wird, sondern von den undifferenzirten Zellen der Sporangienanlage einzelne durch bedeutende Grössenzunahme zu den Mutterzellen, die benachbarten kleineren sämmtlich zu Tapetenzellen werden, kommt bei *Selaginella* ein sporogenes, von der Tapete und der Sporangienwand umgebenes Gewebe zu Stande, das sich durch nichts von dem der Mikrosporangien unterscheidet, dessen sämmtliche Zellen also potentiell als Mutterzellanlagen zu betrachten sind. Von diesen wird nur eine in der oben beschriebenen Weise zur Makrosporenmutterzelle. Diese verschiedene Entwickelung der Makrosporangien verdient Beachtung bei der Beurtheilung der verwandtschaftlichen Beziehungen, die zwischen beiden Gattungen bestehen.

Die Makrosporenmutterzelle entwickelt sich bei allen untersuchten Arten zunächst in völlig übereinstimmender Weise weiter. Sie ist mit feinkörnigem, stark lichtbrechendem Plasma dicht erfüllt, in dem mehr oder weniger central ein kleiner, mit grossem glänzenden Nucleolus versehener Kern gelegen ist, dessen Durchmesser bei *S. spinulosa* etwa 10 μ, bei *S. Martensii* und *helvetica* nur 5—6 μ beträgt. Wenn sie ungefähr 24 μ Durchmesser erreicht

hat, tritt die Theilung ein. Ich habe sie nicht verfolgen können, weil ich infolge der starken Färbung des Protoplasmas niemals distincte Kernfärbungen erhielt. Sie erfolgt stets tetraëdrisch.

Das Plasma der Specialmutterzellen, deren Kerne etwas kleiner wie in den ungetheilten Mutterzellen sind, umgiebt sich nun sofort rings mit eigenen Membranen, die bei allen Arten zunächst nur sehr wenig verdickt werden — bei *S. helvetica* und *spinulosa* bis zu 1,5 μ, bei *S. Martensii* nur bis zu 0,5—1 μ — und die die Pectinreactionen geben. Sie bleiben namentlich an den Wänden, die die Specialzellen von einander trennen, meist so dünn, dass die Sporen nach Anlage der Sporenhäute sich fast zu berühren scheinen (Taf. II, Fig. 4, 18, 19).

## 2. Anlage der Sporenhäute.

In den Mutterzellen, die sich seit der Theilung kaum vergrössert haben, beginnt nach Ausbildung der Specialmutterzellmembranen, die stets ganz glatte Innencontour behalten, die Anlage der Sporenhäute, in ähnlicher Weise wie bei *Isoëtes* verlaufend. Zuerst wird das Exospor gebildet (Taf. II, Fig. 5). Es besteht zunächst aus einem dünnen Häutchen, das das Licht stärker bricht wie die Specialwand und sich überall, wie schon von Hofmeister richtig angegeben wurde (II, S. 119 ff.), an diese anschmiegt, ohne sich von ihr durch Plasmolyse trennen zu lassen. Bezüglich seiner Entstehung gelten also vollständig meine früheren, *Isoëtes* betreffenden Ausführungen. Jedenfalls ist keinerlei Grund zu der Annahme Heinsen's vorhanden, dass diese Haut endogen im Plasma entstehe.

Nachdem sich das Exospor etwas verdickt hat — bei *S. helvetica* bis zu 0,5—0,7 μ, bei *S. spinulosa* bis zu 1—1,2 μ —, wird das Mesospor gebildet. Es ist wie bei *Isoëtes* zweifellos eine Neubildung des Plasmas und entsteht nicht, wie Heinsen meint, durch »Spaltung« des Exospors, da es von seiner ersten Anlage am Scheitel der Sporen die schon früher gebildeten, den Scheitelkanten entsprechenden Exosporfalten nicht vollständig ausfüllt (Taf. II, Fig. 6 und 20). Es verdickt sich offenbar sehr schnell, da es bald dieselbe Dicke besitzt wie die äussere Haut. Bei *S. Galeottii* wird im Gegensatz zu den anderen Arten eine deutliche Grenzfläche zwischen beiden Membranen nicht sichtbar und ist das Mesospor in höchst eigenthümlicher Weise von derben, radialen Streifen durchzogen (Taf. II, Fig. 25 *mes*).

Nach Anlage dieser Hautschicht konnte ich bei *S. spinulosa* und *helvetica* häufig in der Mitte des Exospors eine feine Linie erkennen (Taf. II, Fig. 7), die diese Membran vom Scheitel bis zur Basis der Spore in zwei gleichdicke Lamellen spaltet. In älteren Stadien fand ich sie niemals wieder. Es sieht so aus, als ob eine eingeleitete Spaltung später wieder unterdrückt würde.

Die ersten Anlagen der Verzierungen der Sporenoberfläche sind bei *S. spinulosa* schon sehr frühzeitig zu erkennen. Das Exospor ist schon vor der Anlage des Mesospors aussen fein gezähnelt (Taf. II, Fig. 19). Bei *S. helvetica* (Taf. II, Fig. 6, 7 und 8) und *Martensii* dagegen werden sie erst sichtbar, wenn die Abhebung der Sporenhäute eintritt, noch später bei *S. Galeottii*, nämlich wenn jene Abhebung bereits stattgefunden hat (Taf. II, Fig. 26).

Gegen Reagentien verhalten sich Exo- und Mesospor vollständig übereinstimmend. Schon bald nach ihrer Anlage beginnt in ihnen die Einlagerung der inkrustirenden Substanzen — also sehr viel früher als Heinsen annimmt —. Sie färben sich in Kalilauge, ohne stark zu quellen, hellgelb; in verdünnter Schwefelsäure tritt geringe Quellung ein;

Kupferoxydammoniak ist ohne jede Wirkung. Mit den »Pectinfarbstoffen« tingiren sie sich sehr lebhaft, desgl. mit Kongoroth, schwach mit Anilinblau; mit Chlorcalciumjod werden sie rothbraun gefärbt.

### 3. Weiterentwickelung der Sporenanlagen bis zur Sporenreife.

Wenn die Sporen bei *S. helvetica* und *S. Martensii* etwa 18 : 15 μ[1]), bei *S. spinulosa* 25 : 17 μ und bei *S. Galeottii* 35 μ erreicht haben, beginnt in ganz ähnlicher Weise wie bei *Isoëtes* die Abhebung beider Membranen von einander und vom Plasmakörper, unter erheblichem Flächenwachsthum der ersteren. Sie wird zuerst an der Basalfläche und in den Aequatorialpartien bemerklich. Dieser Vorgang verläuft bei den untersuchten Arten nicht vollständig übereinstimmend. Während bei *S. helvetica* (Taf. II, Fig. 8) und *S. Galeottii* (Taf. II, Fig. 26) die Abhebung des Exospors vom Mesospor ziemlich gleichzeitig mit der dieser Häute vom Plasma erfolgt, bleiben beide Membranen bei *S. Martensii* (Taf. II, Fig. 22) noch mit einander verbunden, bis die Sporen 70—80 μ gross geworden sind; bei *S. spinulosa* endlich tritt in keinem Stadium eine Loslösung der Häute von einander ein (Taf. II, Fig. 15, 16, 20). Die einander zugekehrten Begrenzungsflächen des Exo- und Mesospors sind bei *S. helvetica* und *S. Martensii* meist von dem ersten Augenblick der Trennung völlig glatt, »Verbindungsbalken« bleiben zwischen ihnen nur ganz selten erhalten, während Heinsen deren Vorkommen als die Regel betrachtet; falls solche vorhanden sind, werden sie während des weiteren Flächenwachsthums der Häute mehr und mehr gedehnt, schliesslich meist zerrissen (Taf. II, Fig. 12). Bei *S. Galeottii* dagegen, bei der, wie bereits erwähnt, keine scharfe Grenzfläche zwischen den Sporenmembranen vorhanden ist, sind ihre Trennungsflächen zunächst ganz unregelmässig begrenzt, im optischen Durchschnitt wie ausgefressen gezähnt (Taf. II, Fig. 25, 26): Es macht durchaus den Eindruck, als ob das Exospor vom Mesospor losgerissen worden sei. Bei dieser Art bleiben auch ziemlich oft Verbindungsbalken zwischen den Häuten erhalten. Die Balken, die bei allen Species aus denselben Substanzen wie Exo- und Mesospor bestehen, sind ein sicheres Anzeichen dafür, dass sich diese beiden Hautschichten in ganz jugendlichen Sporen sehr innig berühren, ja dass zwischen ihnen gelegentlich infolge von Verklebung oder Verwachsung an vereinzelten kleinen Stellen Membranbrücken existiren, die bei der Abhebung des Exospors vom Mesospor gedehnt werden.

Mit dem beträchlichen Flächenwachsthum der Membranen geht erhebliche Vergrösserung der Spore etwa um das 10fache des ursprünglichen Durchmessers Hand in Hand, wobei sich die Zwischenräume zwischen den Häuten und zwischen Mesospor und Plasmakörper noch sehr vergrössern. Namentlich bei *S. Galeottii* entfernen sich die Membranen sehr weit voneinander (Taf. II, Fig. 27), weil das äusserst dicke Mesospor nur sehr langsam wächst, sodass es in dem weit abstehenden Exospor als eine ziemlich kleine, dunkle Kugel am Sporenscheitel aufgehängt erscheint, die ich gelegentlich durch einen Druck auf das Deckglas befreien konnte. Am Scheitel bleiben die Membranen dauernd fest verbunden.

Bei *S. spinulosa* wird während des Wachsthums der Häute am Basalpol der Spore ein grosser Tüpfel ausgebildet, den ich sonst bei keiner Art gefunden habe (Taf. II, Fig. 16). Er vergrössert sich sehr bedeutend (Fig. 17), verschwindet aber vor der Sporenreife vollständig.

---

[1]) Diese Zahlen beziehen sich im Folgenden auf den Aequatorial- und Poldurchmesser der Sporen.

Der von keiner besonderen Membran umgebene Plasmakörper rundet sich, wie bei *Isoëtes*, während der Abhebung der Häute zur Kugel ab, die bei *S. helvetica*, *S. Galeottii* und *S. Martensii* stets am Sporenscheitel, bei *S. spinulosa* an einer beliebigen Stelle — bald ebenda, bald an den äquatorialen Theilen (Taf. II, Fig. 15), am häufigsten am Basalpol der Spore (Taf. II, Fig. 16) — mit der Wand in Berührung bleibt. Nun wird das Plasma schaumig, wenig später wird es auf ein äusserst dünnes, peripherisches, eine riesige Vacuole umschliessendes Häutchen beschränkt, in dem an einer beliebigen Stelle der sehr kleine (etwa 5—6 μ) Kern gelegen ist. Der Durchmesser dieser Plasmablase nimmt bei *S. helvetica* und *S. spinulosa*, wie ein Vergleich der Fig. 9 u. 10 mit 11 auf Taf. II zeigt[1]), ziemlich beträchtlich an Umfang zu, aber langsamer als das Mesospor; bei *S. Martensii* und *S. Galeottii* bleibt diese Zunahme lange Zeit hindurch sehr unbedeutend. Die Blase ist bei diesen — und, wie es scheint, noch anderen — Arten im Verhältniss zu der Grösse der Sporen so klein, dass Heinsen den ganzen Plasmakörper für den Zellkern gehalten hat, wie aus einem Vergleich meiner Figuren 22 und 23 auf Tafel II mit den seinigen (I, Taf. XVI, Fig. 3—7[2])) augenscheinlich hervorgeht. In Wirklichkeit ist sein »Nucleolus« der Kern, dessen Durchmesser etwas grösser ist als der der Sporangienwand- und Tapetenzellkerne (Taf. II, Fig. 22 *K*) und die in ihm vorhandenen »ein oder zwei Körperchen«, die Nucleolen! Was Heinsen für den Plasmakörper gehalten hat, sind Gerinnsel, die ihn umgeben (vergl. weiter unten). Noch weniger wie bei *Isoëtes* kann man sich bei *Selaginella* des Eindruckes erwehren, dass die kleine Plasmablase sich dem bedeutenden Flächenwachsthum der Sporenmembranen gegenüber durchaus inactiv verhalte. Dieser Meinung ist auch Campbell (II, S. 504) für *S. Kraussiana*, obwohl er ein viel älteres Stadium im Auge hat, in dem das Plasma der Sporenwand als ganz dünnes Häutchen wieder anliegt: »The wall rapidly increases in thickness as the spores grow, and this increase is evidently due almost entirely to the activity of the tapetal cells, as the spore at this stage contains very little protoplasm.« —

Die beschriebenen eigenartigen Jugendstadien der *Selaginella*sporen sind ohne Zweifel schon früheren Beobachtern aufgefallen, da die Sporangienentwickelung schon verschiedentlich verfolgt worden ist. Dass sie nicht näher untersucht worden sind und dass fast keine bezüglichen Angaben vorliegen, dürfte darauf zurückzuführen sein, dass sie für anomal gehalten wurden. Diese Annahme liegt ja ohne Kenntniss der ganzen Entwickelungsgeschichte ausserordentlich nahe. So sagt z. B. Russow (I, S. 139): »Die Beobachtungen über Sporenentwickelung sind wegen dürftigen, und, wie mir scheint, krankhaften Materials zu lückenhaft geblieben, um veröffentlicht werden zu können,« desgl. Goebel (II, S. 327): »Sehr häufig findet man krankhafte Makrosporen in sonst normalen Sporangienähren[3]).« Pfeffer meint im Hinblick darauf, dass er bei *S. Martensii* vielfach zwischen den reifen auch anomale Sporen fand (II, S. 22), »dass Mettenius abnorm entwickelte Sporen vorlagen«. Mettenius nämlich hatte — meines Wissens zuerst — die Abhebung des Mesospors vom Exospor und die spätere Ausdehnung dieser Hautschicht beobachtet. Seine Beschreibung, die von zwei leider etwas zu wenig ausgeführten Zeichnungen begleitet wird, ist vollständig zutreffend (III, S. 7): »In den Sporen, die noch in der Entwickelung begriffen sind, liegt eine dunkle

---

[1]) Die Figuren 9—14 u. 15, 16 sind bei viel schwächerer Vergrösserung gezeichnet wie die Fig. 1—8 und 18—20. Um die bedeutende Grössenzunahme der Sporen zu veranschaulichen, habe ich in der Fig. 11 ein der Fig. 8 entsprechendes Entwickelungsstadium bei derselben Vergrösserung gezeichnet wie Fig. 9 etc. Man vergleiche auch Fig. 13!

[2]) Die Figuren 3—5 beziehen sich auf *S. brasiliensis* (= *apus* Spr.?) und *S. lepidophylla* (= *S. pilifera* A. Br.?). Beide Arten scheinen sich wie *S. Martensii* (Fig. 6 und 7) zu verhalten.

[3]) Vergl. auch die entsprechende, ausführlichere Stelle bei Sachs (I).

Kugel, welche die äussere Haut an der Stelle der drei Leisten berührt und mit dem grössten Theil ihres Umfangs frei in die Sporenhöhle vorragt, wie man an halbirten Sporen leicht erkennen kann. Sie wird von einer zarten amorphen granulirten Schichte von bräunlicher Farbe, nämlich der inneren Schichte der äusseren Haut und der Sporenzelle zusammengesetzt. Mit der weiteren Entwickelung dehnt sie sich bedeutend aus, die innere Schichte der äusseren Haut nimmt eine hellere Farbe an, wird durchsichtiger und tritt mit ihrem ganzen Umfange mit der äusseren Schichte in Berührung[1]).« Hofmeister (II, S. 119 ff.) untersuchte die Entwickelungsgeschichte der Makrosporen von *S. denticulata* (= *S. Kraussiana*?), *S. Martensii*, *helvetica* und *spinulosa*, aber nicht eingehend genug, um sich ein klares Bild von ihr machen zu können. Er scheint den Kern, den Plasmakörper und das Mesospor mit einander verwechselt zu haben und sagt über die Vorgänge in den Sporen nach der Anlage der Sporenhäute nur (S. 121): »Während der Aussonderung der äusseren Haut der grossen Sporen aller von mir untersuchten Arten liegt der kugelige Zellenkern stets dicht unter der Stelle, an welcher die drei vorspringenden Leisten des Exosporium sich vereinigen. Er nimmt an Grösse rasch zu, sein Kernkörperchen verschwindet, seine Wand wird dick und fest. Später treten zahlreiche bläschenartige Bildungen in ihm auf. Gegen die Sporenreife hin scheint er aufgelöst zu werden . . .« Dass er das vom Exospor abgehobene Mesospor gesehen hat, geht aus einigen seiner, freilich sehr schematischen Zeichnungen hervor, z. B. Taf. XXIII, Fig. 3 (*S. helvetica*). Weniger deutlich sind die Figuren 28—30 (*S. denticulata*). Der kugelige Plasmakörper ist richtig gezeichnet in Fig. 45 (*S. spinulosa*) und Taf. XXIV, Fig. 28 (*S. Martensii*). Nach Hofmeister hat zuerst Heinsen auf die eigenthümlichen Jugendzustände aufmerksam gemacht. Seine Untersuchungsergebnisse sind schon eingehend besprochen worden. Campbell, der die jugendlichen Sporen von *S. Kraussiana* gesehen hat, scheint, wie Heinsen, das Plasma für den Kern gehalten zu haben (II, S. 487): »The young macrospore is quite transparent, and in the living condition is colourless and shows plainly the single large globular nucleus.« Das kann sich nur auf den Plasmakörper, nicht auf den Kern beziehen, der weder »large« noch »globular« ist. —

Die Zwischenräume zwischen den Häuten und zwischen dem Mesospor und dem Plasma sind an lebenden Sporen ganz hyalin; »Molecularbewegung«, wie bei *Isoëtes*, konnte ich in ihnen niemals feststellen. An fixirtem und mit dem Mikrotom geschnittenem Material sind in ihnen Gerinnungsmassen, je nach dem Entwickelungsstadium in verschiedener Menge, vorhanden. Wenn die Abhebung der Membranen gerade begonnen hat, ist von ihnen noch nichts zu sehen, erst wenn die Hohlräume etwas grösser geworden sind, werden in ihnen kleinere und grössere, hier und da netzartig verbundene Gerinnsel sichtbar (vergl. Taf. II, Fig. 22 *G*, 23), die während der Vergrösserung der Sporen schnell vermehrt werden. In noch älteren Stadien bilden sie bei *S. helvetica* (Fig. 12), *S. Galeottii* (Taf. II, Fig. 27[2])) und *S. Martensii* sowohl zwischen Exospor und Mesospor, wie auch zwischen diesem und der Plasmablase je eine hyaline, glasartig durchsichtige Masse, die die beiden Räume meist nicht vollständig ausfüllt: in dem ersteren liegt sie bald dem Exospor an, bald überzieht sie das Mesospor, entsprechend der Beschreibung Heinsen's »halbmondförmig«, in dem letzteren umgiebt sie fast stets den Plasmakörper. Bei *S. spinulosa* findet man niemals zwischen der Wand und dem Plasma

---

1) Mettenius fährt einige Zeilen weiter fort (S. 8): »Dieses allmähliche Aneinanderlegen der Schichten der äusseren Haut kommt in ähnlicher Weise bei den Sporen von *Isoëtes* vor.«

2) In Fig. 27 ist der Plasmakörper (*pl*) nicht median getroffen. In Wirklichkeit berührt die Kugel das Mesospor am Sporenscheitel. In Fig. 28 ist ein median geschnittener Plasmakörper (*pl*) umgeben von der Gerinnungsmasse gezeichnet.

eine solche hyaline Masse, sondern stets nur, wie bei *Isoëtes*, netzartig verbundene Gerinnsel. Sie verhalten sich bei allen Arten gegenüber Reagentien wie die Specialmutterzellmembranen, d. h. sie geben die Pectinreactionen, färben sich aber auch wie diese mit Kongoroth röthlich, mit Anilinblau schwach blau. Mit den »Plasmareagentien«: denen von Millon, Raspail, Kupfersulfat und Kalilauge, Salpetersäure und Ammoniak erhielt ich niemals Färbungen. Die Gerinnungsmassen dürften also wohl, wie bei *Isoëtes*, von einem Kohlehydrat herrühren, das in der die Sporenhohlräume erfüllenden Flüssigkeit gelöst war.

Auch im Sporangienhohlraum ausserhalb der Specialmutterzellmembranen treten an fixirtem und mit dem Mikrotom geschnittenem Material bei *S. helvetica* und *S. spinulosa* gleich nach der Theilung der Mutterzelle (Taf. II, Fig. 5), bei *S. Martensii* und *S. Galeottii* etwas später überall feine Gerinnsel auf, die während der weiteren Sporenentwickelung schnell sehr bedeutend vermehrt werden, so dass sie hier und da wie in den Sporen hyaline Massen bilden (z. B. Taf. II, Fig. 22 *Q*). Reagentien wirken auf sie ebenso ein wie auf die in den Sporen. Bower (I, Taf. 47, Fig. 9) hat solche Gerinnsel in einem Sporangium von *S. spinulosa* abgebildet. Er scheint anzunehmen (S. 525), dass sie infolge der Desorganisirung der sterilen Mutterzellen gebildet worden seien. Diese Annahme ist ebenso unmöglich wie die, dass sie einer Zerstörung der Tapetenzellen den Ursprung verdanken: Letztere bleiben nämlich wie bei *Isoëtes* erhalten, bis die Sporen fast ihre endgiltige Grösse erreicht haben[1]). Dann verlieren sie ihren plasmatischen Inhalt und verschrumpfen. Da die geronnenen Substanzen zu reichlich sind, als dass sie durch die Verquellung irgend welcher Membranen entstanden sein könnten, etwa der Mittellamellen der isolirten Mutterzellen, wie Strasburger (III, S. 116) — ob mit Recht? — für *Lycopodium* annimmt, so bleibt nur die Möglichkeit bestehen, dass sie von den Tapetenzellen secernirt worden sind: In der den Hohlraum der lebenden Sporangien erfüllenden Flüssigkeit sind sie als Schleim gelöst. Im Uebrigen sind bei *S. helvetica* und *S. Galeottii*, weniger deutlich bei *S. spinulosa*, in den Sporangien, die Sporen mit abgehobenen Häuten enthalten, die Tapetenzellen von einer etwa 5—10 μ dicken, homogenen Schicht überzogen, die viele sterile Mutterzellen umschliesst. Sie färbt sich mit Kongoroth intensiv roth, mit Chlorcalciumjod violett, in Kupferoxydammoniak löst sie sich schnell: sie verhält sich also ganz ähnlich wie Cellulose. Ich halte es für denkbar, dass sie, wenigstens zum Theil, durch eine Verquellung eines Theiles der Tapetenzellmembranen entstanden ist; ob sie zur Ernährung der Sporen verwendet wird, muss ich dahingestellt sein lassen. —

Es erübrigt noch die Besprechung der Veränderungen der Specialmutterzellmembranen während der Zeit, in der sich die beschriebenen Vorgänge in den Sporen abspielen. Wie bei *Isoëtes* nehmen die Mittellamellen zwischen den Specialzellen und die secundäre Verdickungsschicht der Mutterzelle nach der Anlage der Sporenhäute an Quellbarkeit wesentlich zu, sodass die Sporenanlagen sich, wenn sie aus dem Sporangium befreit werden, von einander trennen, umgeben von ihren etwas quellenden und mit Reagentien leicht sichtbar zu machenden Specialmutterzellmembranen (Taf. II, Fig. 24). In den unverletzten Sporangien dagegen bleiben die Sporen dauernd zur Tetrade verbunden. Bei *S. Martensii* und *S. Galeottii* kann es keinem Zweifel unterliegen, dass die Specialmutterzellmembranen durch Intussusception noch sehr beträchtlich wachsen (vergl. Taf. II, Fig. 21—23, Fig. 27). Wollte man die Volumzunahme dieser Schicht lediglich auf Quellung zurückführen,

---

[1]) Nur bei Russow (I, S. 138) finde ich eine von meinen Beobachtungen abweichende Angabe: »Aus der Epidermis des Sporangiums bildet sich durch tangentiale Theilung die Sporangienwand, die zuerst dreischichtig, später durch Resorption der innersten Zellenlage zweischichtig wird.«

so müsste man bei *S. Martensii* die Specialwände in Fig. 21 etwa um das 200—300fache ihres Volumens quellen lassen, bis sie eine solche Dicke wie in Fig. 22 oder 23 erreichten. Ihre Dichtigkeit ist aber in den älteren Entwickelungsstadien so wenig von der in den jugendlichen Mutterzellen verschieden, dass diese Annahme ganz unmöglich ist. Für die Arten anderer Gattungen scheint dasselbe zu gelten: es ist interessant zu sehen, dass Leitgeb, der sich bemühte, jede Volumzunahme der Specialmutterzellmembranen lediglich auf Quellung zurückzuführen, doch infolge mancher Thatsachen zu der Annahme genöthigt wurde, dass sie wenigstens zum Theil durch Intussusceptionswachsthum erfolgt[1]). Bei *Selaginella* nehmen also, ebenso wie bei *Isoëtes*, mehrere Membranen von ganz verschiedener chemischer Beschaffenheit gleichzeitig beträchtlich an Dicke und Ausdehnung zu, während sie vom Plasmakörper getrennt sind.

An den lebenden Sporen von *S. Martensii* und *S. Galeottii* ist die Specialwand durchaus hyalin, an den fixirten ist in ihr eine sehr feine, von der Sporenoberfläche ausgehende Streifung zu erkennen, die wohl durch die Fixirung entstanden ist (Taf. II, Fig. 22, 23 und 27). Sie hat eine ganz entfernte Aehnlichkeit mit den von Heinsen beschriebenen und abgebildeten Strahlungen, die sich in dem von ihm angenommenen, die Sporen umgebenden Plasma ausbilden sollen: auch sie dürften erst nachträgliche Gerinnungserscheinungen in der Specialmutterzellwand sein. — Weniger augenfällig ist das Verhalten der Specialmutterzellmembranen bei *S. helvetica*. Bei *S. spinulosa* wachsen sie überhaupt nicht, wenigstens fand ich niemals ältere Sporenanlagen, die noch von ihnen umgeben waren. Dass in dieser Beziehung Verschiedenheiten vorkommen, bemerkte schon Hofmeister, indem er (II, S. 119 ff.) angiebt, dass bei *S. denticulata* (= *S. Kraussiana*?) die Specialmutterzellmembranen gleich nach der Anlage der Sporenhäute aufgelöst werden, während sie bei *S. Martensii*, *helvetica* und *spinulosa* (?) noch lange erhalten bleiben.

Die Verzierungen des Exospors, von denen bei *S. helvetica*, *S. Martensii* und *S. spinulosa*, wie bereits erwähnt, die ersten Spuren schon vorhanden sind, wenn die Abhebung der Häute beginnt, werden während des weiteren Wachsthums der letzteren immer stärker ausgebildet (vergl. z. B. Taf. II, Fig. 9—12). Von besonderem Interesse ist *S. Galeottii*, weil sie bei dieser Art erst angelegt werden, wenn sich das Exospor vom Mesospor und dieses von dem kleinen Plasmakörper entfernt hat. In dem auf Taf. II, Fig. 26 gezeichneten Stadium ist die Spore noch vollständig glatt. Erst während des weiteren Wachsthums werden am Exospor Vorsprünge gebildet, hierauf wird die an den reifen Sporen als Perispor beschriebene Hautschicht mit ihren vorspringenden Netzleisten sichtbar. Ich bin aus den schon für *Isoëtes* beigebrachten Gründen davon überzeugt, dass sie aus einer Lamelle der Specialwand durch Intussusceptionswachsthum hervorgeht. —

Wenn die Sporen bei *S. helvetica* 0,16 – 0,18 mm, bei *S. spinulosa* 0,20—0,25 mm, bei *S. Martensii* 0,25—0,28 mm und bei *S. Galeottii* 0,35 – 0,37 mm erreicht haben, beginnt,

---

[1]) Er sagt in einer Anmerkung (I, S. 74): »Ich habe in der ganzen Schrift jede Volumzunahme der gallertigen Membranschichten und ihrer Theile als Quellung aufgefasst. Nun unterliegt es ja gar keinem Zweifel, dass in vielen Fällen die Wassereinlagerung der einzige Grund davon ist. In anderen dagegen ist die Volumzunahme gewiss auch mit Substanzzunahme verbunden. So werden die bis zur Tetradentheilung und darüber an Dicke zunehmenden Mutterzellhäute bei *Sphaerocarpus* und *Riccia* augenscheinlich auch dichter .... Wenn die anfangs kaum erkennbaren nach Innen vorspringenden Papillen der Specialmutterzellhäute successive an Mächtigkeit zunehmen, auch dann noch, wenn schon die Exinen ausgebildet sind, wenn sie speciell bei *Corsinia* später zu jenen mächtigen Perinialplatten ausgebildet werden, wobei eine directe Auflagerung von innen wie von aussen vollkommen ausgeschlossen ist, so kann dies gar nicht anders als durch Substanzeinlagerung erklärt werden.«

während sie sich noch immer beträchtlich vergrössern, die Plasmablase sich auszudehnen, ohne besonders an Masse zuzunehmen (Taf. II, Fig. 12). Gleichzeitig werden die Gerinnsel zwischen ihr und dem Mesospor schnell vermindert: sie sind vollständig verschwunden, sowie der Plasmakörper allseitig dem Mesospor anliegt. Nun verschwinden auch die Gerinnungsmassen zwischen Exo- und Mesospor allmählich. In dem Verhältniss, wie dies geschieht, wird das Mesospor, dessen Wachsthum nun beendigt ist, ausgedehnt. Diese Membran hat sich nur bei *S. Martensii* in zwei Schichten differenzirt, die beide gleichmässig incrustirt sind: Aus der inneren kann also nicht, wie Heinsen ganz allgemein angiebt, das aus Cellulose bestehende Endospor hervorgehen. Die Dehnung des Mesospors wird noch längere Zeit fortgesetzt, nachdem es das Exospor erreicht hat, da diese Haut alsdann noch immer durch Wachsthum bedeutend an Umfang und Dicke zunimmt. So kommt es, dass aus dem in jugendlichen Sporen so dicken Mesospor schliesslich ein ganz dünnes Häutchen wird (vergl. Taf. II, Fig. 12 u. 14 *mes*). Während des Wachsthums des Exospors sind auch die Specialmutterzellmembranen und der im Sporangienhohlraum enthaltene Schleim allmählich verschwunden: sie sind vielleicht ebenso wie die Gerinnungsmassen zwischen den Sporenhäuten als Nährmaterial für diese verwendet worden. Die Tapetenzellen verlieren ihren Inhalt; sie werden von den Sporen, die nun den ganzen Innenraum des Sporangiums ausfüllen, vollständig zerdrückt. Wie bei *Isoëtes* müssen nun die Zellen der Sporangienwand die Ernährung der Sporen übernehmen.

Wenn sich das Mesospor soweit ausgedehnt hat, dass es wieder dem Exospor anliegt, besteht der Plasmakörper aus einem unmessbar dünnen, manchmal kaum nachweisbaren, jene Membran auskleidenden Häutchen: die Sporen sehen noch immer vollständig abnorm aus. Ihr ganzer Innenraum wird von einer riesigen Vacuole eingenommen. Auf diesen Zustand dürfte sich die Angabe Heinsen's beziehen, dass sich im Innern einer dünnen wandständigen Plasmaschicht eine grosse, mit Oel und Fett erfüllte Vacuole befindet. Ich habe mich an lebenden Sporen von dem Vorhandensein solcher Körper nicht überzeugen können.

Wenig später wird vom Plasma, ganz wie bei *Isoëtes*, eine neue Hautschicht ausgeschieden, die schnell, wohl durch Apposition, an Dicke zunimmt: das aus Cellulose bestehende Endospor. Nun nimmt auch das Plasma selbst an Masse zu, es treten Oeltröpfchen in ihm auf, etwas später auch Proteïnkörner. Wenn die Sporen ausgestreut werden, ist fast ihr ganzer Innenraum mit Plasma, kleineren und grösseren Oeltropfen und Proteïnkörnern erfüllt. Schon bevor dies geschieht, fängt bei *S. Martensii* und *S. Galeottii* das Prothallium an sich zu entwickeln; in den reifen Sporen von *S. helvetica* konnte ich ein solches niemals finden; ebensowenig bei *S. spinulosa*: es entsteht hier, wie schon von Bruchmann (I, S. 43) angegeben wurde, erst lange Zeit nach der Ausstreuung der Sporen. —

Die auffällige Uebereinstimmung in der Entwickelungsgeschichte der *Isoëtes*- und *Selaginella*makrosporen legt die Frage nach den verwandtschaftlichen Beziehungen nahe, die zwischen beiden Gattungen bestehen. Ich möchte an diesem Orte nicht näher auf sie eingehen, nur hervorheben, dass ich der wesentlich auf dem Bau der Spermatozoïden fussenden Ansicht der englischen Autoren, z. B. Vines (I), Farmer (III, S. 61) und Campbell (z. B. II, S. 274 ff.), dass die Gattung *Isoëtes* mit den Marattiaceen in eine Gruppe zu vereinigen sei, nicht zustimmen kann. Andererseits muss ich freilich anerkennen, dass die meisten der Gründe, die von diesen Autoren für eine Trennung der Gattung *Isoëtes* von den Lycopodinen angeführt werden, durchaus stichhaltig sind. Man wird wohl mit der Annahme nicht fehlgehen, dass dieses Genus unter den lebenden Pteridophyten sehr isolirt steht, dass es zwar den Lycopodinen sich anschliesst, aber nahe Beziehungen weder zu *Selaginella* noch zu den Lycopodiaceen aufweist.

## V.

## Bedeutung der jugendlichen Entwickelungsstadien der Isoëtes- und Selaginellamakrosporen für die Kenntniss des Wachsthums pflanzlicher Zellmembranen.

Obwohl sich im letzten Jahrzehnt die Erkenntniss immer mehr Bahn gebrochen hat, dass das Wachsthum der pflanzlichen Zellmembranen viel mannigfaltiger ist, als man bisher geglaubt hatte, und dass die Beziehungen zwischen dem Membranwachsthum und dem Plasmakörper der Zelle weit complicirter sind, als man früher anzunehmen geneigt war, so sind wir doch von einer eingehenden Kenntniss dieser Beziehungen noch sehr weit entfernt, besonders deshalb, weil trotz der Anhäufung eines sehr grossen Beobachtungsmateriales nur sehr wenige Thatsachen bekannt geworden sind, die nur eine Deutung zulassen. Das ist bereits von verschiedenen Seiten betont worden. Aus den vorhergehenden Abschnitten dieser Arbeit dürfte hervorgegangen sein, dass zu diesen eindeutigen Beispielen auch die jugendlichen *Isoëtes*- und *Selaginella*makrosporen zu rechnen sind, aus deren Verhalten sich daher mit grosser Sicherheit einige interessante Schlüsse auf das Wachsthum ihrer Membranen ziehen lassen, die ich im Folgenden, weil ihnen eine allgemeinere Bedeutung zukommt, vollständiger, als es mir bisher möglich war, im Zusammenhange besprechen möchte. Die Entwicklungsgeschichte dieser Sporen zeigt nämlich, dass ein Membranwachsthum unter Bedingungen möglich ist, die man bisher bei der Beurtheilung anderer Fälle als unwahrscheinlich ausser Acht gelassen hatte.

Zunächst geht aus derselben ohne Weiteres hervor, dass sowohl das sehr beträchtliche Flächen- wie auch das Dickenwachsthum ihrer Membranen, des Peri-, Exo- und Mesospors, bei *Selaginella* auch der Specialmutterzellmembranen, lediglich durch Intussusception erfolgen kann, ferner, dass mit diesem Intussusceptionswachsthum, wenigstens bei *Selaginella*, specifische Gestaltungsvorgänge verknüpft sind, durch die die Exosporverzierungen ausgebildet werden. Die letzteren werden, wie erwähnt (S. 42, 47), erst sichtbar, wenn das Exospor sich vom Mesospor abhebt, ihre relative Länge nimmt sehr bedeutend zu, während es von dieser Haut getrennt ist, ja bei *S. Galeottii* sind sie überhaupt erst in diesem Stadium nachweisbar. — Derartige Beispiele sind nicht neu: Wille (I, S. 20), besonders aber Strasburger, seit 1889 (V und VI), legten in überzeugender Weise dar, dass das Wachsthum der Exinen der meisten untersuchten Pollenkörner und vieler Sporen ohne Annahme von Intussusception undenkbar sei und dass während derselben die Verzierungen auf dieser Haut entständen. Aber *Isoëtes* und *Selaginella* dürften dafür meines Erachtens die klarsten und sichersten Beispiele bieten.

Weit wichtiger sind nun aber eine Reihe anderer Thatsachen, die ebenfalls unmittelbar aus den Jugendstadien dieser Sporen zu entnehmen sind.

Dieses Wachsthum der Sporenhäute findet nämlich ohne jeden Contact mit dem Plasmakörper der Spore und ohne Berührung mit einem aus den Tapetenzellen abzuleitenden »Periplasma« statt. Darauf hatte übrigens für das Exospor von *Selaginella* schon Heinsen hingewiesen (vergl. S. 39).

Ferner sind es mehrere, in ihren chemischen Eigenschaften wesentlich von einander abweichende Membranen, z. B. die Specialmutterzellmembranen, die Peri- und Exosporien, die gleichzeitig ohne Contact mit dem Plasma durch Intussusception wachsen (S. 29, 47).

Diese Beobachtungen sind deshalb von besonderem Interesse, weil zu ihrer Deutung die von verschiedenen Seiten, namentlich von Strasburger (V, VI), unternommenen Versuche, das mit Gestaltungsänderungen verbundene Intussusceptionswachsthum befriedigend zu erklären, nicht herangezogen werden können.

Strasburger sucht bekanntlich die Vorstellung zu begründen, dass fortgesetzt, solange die Membran durch Intussusception wächst, in die Zellhaut Hyaloplasma einwandert, das sich direct (V, S. 172) »innerhalb der Membran in Membranstoffe verwandeln« soll. An eine solche Einwanderung ist offenbar bei den jugendlichen Sporenhäuten von *Isoëtes* und *Selaginella* nicht zu denken. Selbst Strasburger würde wohl nicht anzunehmen geneigt sein, dass das »Hyaloplasma« durch den Hohlraum zwischen dem Plasmakörper und dem Mesospor, durch diese dicke Hautschicht, durch den Raum zwischen ihr und dem Exospor wandern könne, durch Hohlräume, in denen sich nirgends eine Spur von plasmatischen Substanzen nachweisen lässt, um sich im Exospor oder gar erst in den Specialmutterzellwänden in Membranstoff zu verwandeln[1]). Ebenso undenkbar ist es, dass es an der Berührungsstelle der kleinen, substanzarmen Plasmakugel mit dem Mesospor, also meist am Sporenscheitel, in diese Membran und von dort in die übrigen wachsenden Hautschichten eindringt: das ist um so weniger wahrscheinlich, als ja gerade an der Sporenbasis das Wachsthum am intensivsten ist. Entweder ist in den wachsenden Sporenmembranen von ihrer Anlage an Plasma enthalten, oder es fehlt in ihnen gänzlich: eine nachträgliche Einwanderung ist bei dem geschilderten Sachverhalt unmöglich. Sind aber diese Sporenhäute ohne sie durch Intussusception zu wachsen im Stande, so ist nicht einzusehen, warum diese Fähigkeit nicht auch den von Strasburger untersuchten Membranen zukommen sollte. Uebrigens sind auch von anderer Seite, z. B. von Correns (I, S. 654; II, S. 221), schon gegen die Anschauungen Strasburger's Bedenken geltend gemacht worden, die diesen Erklärungsversuch als sehr wenig befriedigend erscheinen lassen.

Einen ganz anderen Standpunkt nimmt also, im Anschluss an Nägeli (I, S. 278), Correns (I, S. 650) ein: »Was die Bildung von Stacheln, Höckern etc. an Haaren anbetrifft, so ist gar nicht zu verstehen, warum sie nicht, bei stärkerer localer Ernährung vom Plasma aus, durch moleculares Intussusceptionswachsthum zu Stande kommen könnten.« Auf diese Weise können selbstverständlich an den *Selaginella*sporen die Stacheln, Leisten etc. nicht wachsen. Correns fährt an jener Stelle fort: »Etwas anderes wäre es freilich, wenn wir z. B. scharf bestimmte Höcker auf Lamellen auftreten sehen würden, die, aus dem Contact mit dem Plasma gerückt, weiter wachsen. Dann könnte man einen Gehalt der Membranen an Plasma discutiren. Dies ist jedoch nach unseren jetzigen Kenntnissen nie der Fall.« Nach den Ausführungen von Strasburger (VI) scheint Correns (II, S. 221) neuerdings das Wachsthum der Exinen einiger Pollenkörner wenigstens zum Theil als ein solches ohne Contact mit dem Plasma zu betrachten, infolgedessen auch für diese Häute die Möglichkeit eines Plasmagehaltes anzunehmen.

Auch die neuerdings zur Erklärung des Flächenwachsthums der Membranen von Reinhardt (I) herangezogene Hypothese, die schon verschiedentlich ausgesprochen worden ist, z. B. von Klebs (III, S. 589 ff.), Correns (I) und Strasburger (VI, S. 561 ff.): »Diese

---

[1]) Eine solche Auffassung findet sich bei Rosenberg (I, S. 25) für die Pollenkörner von *Drosera*: »Ziemlich spät wird die Intine gebildet.... Durch der Fixirungsflüssigkeit ist dieselbe etwas von der Exine gerückt, aber zwischen diese und die Exine liegt eine Zone von Cytoplasma, der also durch die Intineanlage gedrungen ist; wahrscheinlich um die Weiterentwicklung der Exine zu befördern.« Ich vermisse jeden Beweis dafür, dass die Substanz thatsächlich Cytoplasma ist.

Beziehungen zwischen Membran und Plasma können vermittelt werden durch zarte Plasmafortsätze, welche den Protoplasten mit den Micellen der Membran verbinden« (S. 35 ff.), ist auf die jugendlichen Sporen von *Isoëtes* und *Selaginella* nicht anwendbar. Ist es schon schwer, sich derartige Fortsätze, von denen sich keine Spur nachweisen lässt, zwischen dem Mesospor und der Plasmakugel zu denken, so ist es ganz unmöglich, solche Verbindungen zwischen beiden Sporenhäuten anzunehmen. Es muss übrigens darauf hingewiesen werden, dass die plasmolytischen Versuche, auf die Reinhardt seine Annahme gründet, durchaus keine Beweiskraft besitzen, da sie keineswegs eindeutig sind. Dass das Plasma oder seine Haut schon durch sehr schwache Reizung so beeinflusst werden kann, dass es nicht mehr in der normalen Weise die zum Wachsthum der Membran nothwendigen Nährstoffe abzusondern vermag, geht aus den Versuchen von Zacharias (I—III) hervor, die kaum eine andere Deutung zulassen. Dieser Autor beobachtete an Wurzelhaaren bereits den Stillstand des Flächenwachsthums und die Bildung anomaler Verdickungsschichten, wenn er Keimpflanzen von *Lepidium ruderale* aus dem dampfgesättigten Raum, Knoten von *Chara* aus der Nährlösung in Leitungswasser von gleicher Temperatur übertrug. Die Anomalien stimmen vollständig mit denen überein, die Reinhardt durch Plasmolyse erzielte. Es ist so gut wie ausgeschlossen, dass sie durch die Lösung plasmatischer, zwischen Membran und Plasma bestehender Verbindungen bewirkt sein sollten, da der Turgor, wie Zacharias ausdrücklich angiebt, sich nicht wesentlich geändert hatte. Vermögen aber schon so geringe Einflüsse die normale Thätigkeit des Protoplasmas oder seiner Haut zu stören, so wäre es seltsam, wenn durch einen so schweren Eingriff in das Leben der Zelle, wie es die Plasmolyse ohne Zweifel ist, auch ohne Zerreissung von hypothetischen Verbindungsfäden nicht dieselben oder noch bedeutendere Störungen hervorgerufen würden.

Nach meinen bisherigen Ausführungen bleibt nur die Möglichkeit, dass die jugendlichen Sporenhäute von *Isoëtes* und *Selaginella* selbstständig neue Substanztheilchen einzulagern, also selbstständig zu wachsen im Stande sind, da sie die zu ihrem Aufbau nöthigen Stoffe nicht direct dort, wo sie während des Wachsthums eingelagert werden, vom Plasma erhalten können. Selbstverständlich können sie diese Stoffe dann nur aus einer Lösung entnehmen, die sie umspült und durchtränkt, eine Auffassung, die für Membranen, die durch Intussusception wachsen, wohl zuerst von Nägeli (I, S. 277 ff.) ausgesprochen und späterhin von vielen Forschern acceptirt worden ist.

An diesen mit Nothwendigkeit zu ziehenden Schluss reihen sich weitere interessante Fragen an. Ist es wahrscheinlich, dass in dieser Flüssigkeit die Substanztheilchen, die in die Membran eingelagert werden sollen, schon fertig vorgebildet sind oder nicht? Wäre das erstere der Fall, so müsste jeder der wachsenden Membranen, die, wie erwähnt, in ihrer chemischen Zusammensetzung wesentlich verschieden sind, die Fähigkeit inne wohnen, aus der Nährlösung nur diejenigen Theilchen an sich zu reissen, die die gleiche chemische Beschaffenheit wie sie besitzen. Das wäre ja nicht ganz undenkbar. Es giebt aber Gründe, die es fast unmöglich machen, dass die Membrantheilchen schon vorgebildet sind, ehe sie in die Haut eingefügt werden. Im speciellen Theil habe ich ausgeführt (S. 30, 42), dass das gesammte Flächen- und Dickenwachsthum des Exo- und Mesospors von *Isoëtes* und *Selaginella* auf der Einlagerung von eigenthümlichen Substanzen beruht, deren Reactionen nicht vollständig mit denen des Cutins übereinstimmen, die sich aber durch ihre geringe Löslichkeit auszeichnen (S. 12 ff.). Deswegen ist es höchst unwahrscheinlich, dass sie schon vorgebildet in der die Häute umspülenden Lösung vorhanden sind. Nirgends kann man für eine solche Annahme die geringsten Anhaltspunkte finden. Uebrigens darf ich mich hier wohl auch auf andere Autoren berufen, die es ebenfalls für undenkbar halten, dass das Cutin — oder die die Exo-

sporien incrustirende Substanz — schon vorgebildet sei, ehe es in die Membranlamellen abgelagert wird. Das ist ja einer der Hauptgründe, weshalb Strasburger (V) eine fortgesetzte Einwanderung von Hyaloplasma in die Membran annehmen zu müssen glaubte [1]). Auch Pfeffer ist der Meinung, dass die Cutinsubstanz erst innerhalb der Membran als solche auftritt (I, S. 483): »In anderen Fällen ist nicht so klar zu übersehen, was auf chemische Bindung und Umsetzung [*sc.* innerhalb der Zellwand] und was auf einfache Imprägnirung fällt. Offenbar greifen nach dem schon Gesagten (§ 83) beide Operationen bei der Herstellung von cuticularisirten und verkorkten Wandungen und Wandschichten zusammen.« Ich glaube also, dass gewichtige Gründe zu der Annahme vorliegen, dass die neuen Hauttheilchen erst innerhalb der wachsenden Membranen entstehen oder, mit anderen Worten, dass diese Membranen die Fähigkeit besitzen, ihre constituirenden Verbindungen selbst aus einer Nährlösung aufzubauen.

Schliesslich bleibt noch die Frage zu erörtern, woher denn der zum Wachsthum der Sporenhäute erforderliche Nahrungsstrom kommt. Strasburger (V und VI) nimmt ganz allgemein an, dass er von dem Sporenplasma ausgeht: dieses soll sich, wie schon erwähnt, in der Hautbildung geradezu erschöpfen, wohl dadurch, dass es zum grössten Theil als Hyaloplasma in die Membran einwandert. Nur bei wenigen Arten, namentlich für das Wachsthum einer Anzahl von »Perisporien«, z. B. der Hydropteriden, nimmt er eine Ernährung aus dem von den Tapetenzellen abzuleitenden »Periplasma« an. Dagegen glaubt Leitgeb (I, S. 33 ff.), dass bei *Corsinia* die sterilen Mutterzellen, die nicht zerstört werden, »offenbar das Material ... zur Ausbildung des Periniums« hergeben.

Ich halte es für denkbar, ja für wahrscheinlich, dass die Sporenhäute von *Isoëtes* und *Selaginella* nicht von dem Sporenplasma aus, sondern direct von den Tapetenzellen ernährt werden: Ich habe in den früheren Abschnitten dieser Arbeit schon verschiedentlich darauf hingewiesen (z. B. S. 31 ff., S. 44), dass das Aussehen der kleinen, substanzarmen Plasmablase in den jugendlichen Sporen dem unbefangenen Beobachter geradezu diese Ansicht aufdrängen muss. Da alles Nahrungsmaterial für die Sporenanlagen nothwendiger Weise die Tapetenzellen passiren muss, so ist nicht einzusehen, warum sie nicht auch die für die Ernährung der Sporenhäute bestimmten Substanzen liefern könnten [2]). Mit dieser Annahme wird es verständlich, dass der Plasmakörper zunächst nicht an Masse zunimmt und dass trotz eines minimalen Plasmagehaltes des Sporeninnern doch ein lebhaftes Wachsthum der Häute stattfindet.

Bei den *Selaginella*arten, weniger deutlich bei den Isoëten, ist es mir nach Fixirung gelungen, im Hohlraum des Sporangiums Gerinnsel nachzuweisen, die die Pectinreactionen geben. Aehnliche Gerinnungsmassen fanden sich ferner zwischen Exo- und Mesospor und zwischen Mesospor und der Plasmakugel vor (vergl. S. 32, 45 ff.). Ich glaube nicht fehl zu

---

[1]) Strasburger (V, S. 133): »Es liegt also anzunehmen nahe, dass es auch hier lebendige Bestandtheile des Zellleibes sind, welche in die Membran einwandern, um deren Cutinisirung zu veranlassen. Dass es jedenfalls nicht Cutin ist, das als solches in die Membran eindringt, geht genugsam aus den zahlreichen Fällen hervor, in welchen das Cutin sich nicht in Membranschichten nachweisen lässt, welche durchsetzt werden müssen, damit die die Cutinisirung veranlassende Substanz an ihren Bestimmungsort gelange.«

[2]) Dieser Vorgang wäre jedenfalls einfacher und leichter verständlich, als wenn nur das Sporenplasma im Stande wäre, die Häute zu ernähren: In diesem Falle müssten die von den Tapetenzellen abgesonderten Substanzen zunächst alle Sporenhäute passiren, sie müssten hierauf vom Plasma umgearbeitet werden, alsdann müsste eine Rückwanderung durch verschiedene Häute stattfinden, um sie dem wachsenden Exospor zuzuführen.

gehen, wenn ich sie für das von der Tapete ausgeschiedene Nährmaterial ansehe. Gehören doch die »Pectine« neueren Untersuchungen zufolge wahrscheinlich zu den als Reservestoffe verbreiteten Hemicellulosen. Ist dem in Wirklichkeit so, dann würden die Tapetenzellen hier zeitlebens als Drüsen mit activer Secretion erscheinen. In dieser meiner Auffassung werde ich durch die sehr auffallende Thatsache bestärkt, dass, sobald die Sporen eine gewisse Grösse erreicht haben und das Mesospor unter Dickenabnahme seinen Umfang vergrössert, also ohne weitere Ernährung nur noch gedehnt wird, die Gerinnungsmassen zwischen den Sporenhäuten spurlos verschwinden (S. 48). Auf anderem Wege das Zusammentreffen beider Thatsachen zu erklären, erscheint mir schwierig.

Ich glaube gezeigt zu haben, dass man annehmen muss, die Membranen der *Isoëtes*- und *Selaginella*makrosporen wachsen selbstständig und ohne Betheiligung des umschlossenen Plasmas durch Intussusception. Ein solches Wachsthum wäre nun von Wiesner's Standpunkte aus (I und II) leicht verständlich. Ich muss aber betonen, dass für einen Plasmagehalt dieser Sporenhäute nicht die geringsten Anhaltspunkte vorhanden sind, dass also auch für sie die Ausführungen von Klebs (II, III), A. Fischer (II, III) und Correns (I) Geltung behalten. Da würde denn, will man dieser Annahme nicht ohne Beweise beipflichten, nichts anderes übrig bleiben, als der Membran als solcher Lebensfunctionen in höherem Maasse als es heute üblich, etwa im Anschluss an Nägeli's Anschauungen (I), zuzuschreiben. Ob sie zu diesen aber in ganz isolirtem Zustand befähigt ist oder nicht, lässt sich dabei nicht entscheiden. Denn auch in den hier vorliegenden Fällen bleibt ihr Contact mit dem Plasma an einzelnen kleinen Punkten während des ganzen Entwicklungsprocesses erhalten in ähnlicher Weise, wie es bei Gefässwandungen und anderen Membranen der Fall ist, die man häufig als »todte« Elemente bezeichnet findet. —

---

Zum Schlusse wird es nicht unzweckmässig sein, die allerwichtigsten Resultate, die die vorliegenden Untersuchungen ergeben haben, in aller Kürze zusammenzustellen:

1. Die Differenzirung der Makrosporenmutterzellen erfolgt bei *Isoëtes* in einem viel späteren Entwicklungsstadium des Sporangiums, als bisher angenommen wurde.

2. Die Tapetenzellen werden niemals aufgelöst, bleiben vielmehr bei beiden Gattungen fast bis zur völligen Sporenreife erhalten.

3. In den Sporenmutterzellen finden die ersten, die Theilung vorbereitenden Veränderungen im Plasma statt, während der Kern sich noch vollkommen in Ruhe befindet. Die Ausbildung der Specialmutterzellwände erfolgt zum grössten Theile ohne Betheiligung der zwischen je zwei Tochterkernen ausgebildeten Verbindungsfäden.

4. Die Sporenmembran besteht bei *Isoëtes* und *Selaginella* aus mehreren differenten Häuten, die als Perispor, Exospor, Mesospor und Endospor unterschieden werden. Das stark verkieselte Perispor entsteht erst nach dem Exospor, wahrscheinlich auf Kosten der Specialmutterzellmembranen.

5. Zwischen Exospor und Mesospor einer-, zwischen Mesospor und Plasma andererseits, bilden sich beim Heranwachsen weite Zwischenräume, die mit einer Lösung gefüllt sind, die das Material für das Wachsthum der Häute liefert. Dieses erfolgt durch Intussus-

ception in der äusseren sowohl wie in der inneren Membranschale. Von einer directen Betheiligung des Plasmas an demselben kann bei dem plasmolytischen Zustand der ganzen Zelle keine Rede sein.

6. Bei der bis unmittelbar vor der Sporenreife bestehenden Substanzarmuth des Plasmakörpers der Sporen ist es kaum möglich, die Herstellung der die Membranen ernährenden Lösung von diesem herzuleiten. Alles spricht vielmehr dafür, dass es die Tapetenzellen sind, die dieser Function dienen, indem sie sich wie active Drüsenzellen verhalten.

Anmerkung. Eine erst während des Druckes der vorliegenden Arbeit erschienene Abhandlung von Wilson Smith (I) konnte leider nicht mehr berücksichtigt werden. Ich muss mich deshalb darauf beschränken, an dieser Stelle hervorzuheben, dass meine Darstellung der Entwicklung des Makrosporangiums bis zur Isolirung der Mutterzellen (S. 16—20) zu meiner Freude in den wesentlichen Punkten mit den Ergebnissen des genannten Autors übereinstimmt (vergl. auch mein Referat in der Botanischen Zeitung, 1900).

Strassburg i. E., Botanisches Institut.

## Citirte Litteratur.

Baker, J. G.

I. A synopsis of the genus *Selaginella*. (Journ. of Botany. Vol. XXI—XXIII. 1883—1885.)

Bischoff, G. W.

I. Die Rhicocarpen und die Lycopodeen organographisch . . . bearbeitet. (Die kryptogam. Gewächse. 2. Liefrg. 1828. S. 61 ff.)

Bower, F. O.

I. Studies in the Morphology of Spore-producing Members. — Equisetineae and Lycopodineae. (Philos. Transact. roy. soc. of London. Vol. 185. 1895. S. 473 ff.)

Braun, A.

I. Ueber die *Isoëtes*-Arten der Insel Sardinien nebst allgemeinen Bemerkungen über die Gattung *Isoëtes*. (Monatsber. königl. Akad. d. Wiss. zu Berlin. 1863. S. 554 ff.)

II. Revisio *Selaginellarum hortensium*. (Annales des sciences naturelles. Botanique. T. XIII. 1860. S. 54 ff.)

III. Die Gattung *Selaginella*. (Monatsber. kgl. Akad. d. Wiss. zu Berlin. 1865.)

Bruchmann, H.

I. Untersuchungen über *Selaginella spinulosa* A. Br. Gotha 1897.

Campbell, D. H.

I. Contributions to the Life-History of *Isoëtes*. (Annals of Botany. Vol. V. 1890/91. S. 231 ff.)

II. The structure and development of the Mosses and Ferns. London 1895.

Caspary, R.

I. Ueber Sporenpflanzen. (Schriften d. physikal.-ökonom. Gesellschaft Königsberg i. Pr. Bd. 26. 1885. Sitzungsber. S. 24 ff.)

Correns, C.

I. Ueber die vegetabilische Zellmembran. Eine Kritik der Anschauungen Wiesner's. (Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 26. 1894. S. 587 ff.)

II. Referat über Strasburger, Die pflanzlichen Zellhäute. (Botanische Zeitung. Bd. 56. 1898. II. Abthlg. S. 219 ff.)

Davis, Bradley M.

I. The spore-mother cell of *Anthoceros*. (Botanical Gazette. Vol. XXVIII. 1899. S. 89 ff.)

Engelmann, G.

I. The genus *Isoëtes* in North America. (Transact. Acad. of Science. St. Louis. Vol. IV. 1880. S. 358 ff.)

Farmer, J. Bretland.

I. Preliminary note on the morphology and development of *Isoëtes lacustris* Linn. (Annals of Botany. Vol. III. 1889/90. S. 131 ff.)

II. On *Isoëtes lacustris* Linn. (Proceedings of the roy. soc. of London. Vol. XLV. 1889. S. 306 ff.)

III. On *Isoëtes lacustris* L. (Annals of Botany. Vol. V. 1890/91. S. 37 ff.)

IV. On *Pallavicinia decipiens* Mitten. (Annals of Botany. Vol. VIII. 1894. S. 35 ff.)

V. On spore-formation and nuclear division in the Hepaticae. (Annals of Botany. Vol. IX. 1895. S. 469 ff.)

Fischer, Alfr.

I. Fixirung, Färbung und Bau des Protoplasmas. Jena 1899.

II. Zur Eiweissreaction der Zellmembran. (Ber. deutsch. bot. Gesellsch. Bd. 5. 1887. S. 423 ff.)

III. Zur Eiweissreaction der Membran. (Ber. deutsch. bot. Gesellsch. Bd. 6. 1888. S. 113 ff.)

Gay, J.

I. Voyage botanique au Caernarvonshire, dans le North-Wales, fait en août 1862, en vue d'une étude particulière des *Isoëtes* de cette contrée. (Bull. soc. bot. de France. T. 10. 1863. S. 270 ff.)

Gilson, E.

I. La cristallisation de la cellulose et la composition chimique de la membrane cellulaire végétale. (La cellule. T. 9. 1893. S. 395 ff.)

Goebel, K.

I. Beiträge zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Sporangien. (Botanische Zeitung. Bd. 38. 1880. S. 545 ff.)

II. Grundzüge der Systematik und speciellen Pflanzenmorphologie. 1882.

III. Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane. (Schenck's Handbuch d. Botanik. Bd. III. 1884. S. 99 ff.)

Grüss, J.

I. Studien über Reservecellulose. (Botan. Centralbl. Bd. 70. 1897. S. 242 ff.)

Hegelmaier, F.

I. Zur Kenntniss einiger Lycopodinen. (Botanische Zeitung. Bd. 32. 1874. S. 481 ff.)

Heinsen, E.

I. Die Makrosporen und das weibliche Prothallium von *Selaginella*. (Flora. Bd. 78. 1894. S. 466 ff.)

Hofmeister, W.

I. Beiträge zur Kenntniss der Gefässkryptogamen. I. Die Entwicklungsgeschichte der *Isoëtes lacustris*. (Abhandlgn. math. phys. Kl. d. kgl. sächs. Gesellsch. d. Wiss. Bd. II. 1855. S. 123 ff.)

II. Vergleichende Untersuchungen. 1851.

III. Die Lehre von der Pflanzenzelle. 1867.

Kärner, W.

I. Ueber den Abbruch und Abfall pflanzlicher Behaarung und den Nachweis von Kieselsäure in Pflanzenhaaren. (Nova Acta d. Leop. Carol. deutsch. Akad. d. Naturforscher. Bd. 54. 1889. S. 217 ff.)

Kienitz-Gerloff, F.

I. Ueber Wachsthum und Zelltheilung und die Entwicklung des Embryos von *Isoëtes lacustris*. (Botanische Zeitung. Bd. 39. 1881. S. 785 ff.)

Klebs, G.

I. Referat über F. O. Bower, On Plasmolysis and its bearing upon the Relations between Cell Wall and Protoplasm. (Botanische Zeitung. Bd. 43. 1885. S. 588 ff.)

II. Einige kritische Bemerkungen zu der Arbeit von Wiesner, »Untersuchungen über die Organisation der vegetabilischen Zellhaut«. (Biologisches Centralblatt. Bd. 6. 1886. S. 449 ff.)

III. Einige Bemerkungen zu der Arbeit von Krasser »Untersuchungen über das Vorkommen von Eiweiss etc.« (Botanische Zeitung. Bd. 45. 1887. S. 697 ff.)

Klinggraeff, H. von.

I. Bericht über die botanischen Reisen im Neustädter Kreise im Sommer 1882. (Schrift. d. naturf. Gesellsch. in Danzig. N. F. Bd. 6. 1884. S. 18 ff.)

Leitgeb, H.

I. Ueber Bau und Entwicklung der Sporenhäute. 1884.

II. Ueber Bau und Entwicklung einiger Sporen. (Ber. deutsch. bot. Gesellsch. Bd. 1. 1883. S. 246 ff.)

Luerssen, Chr.

I. Die Farnpflanzen. (Rabenhorst's Kryptogamenflora von Deutschland. 2. Aufl. Bd. 3.)

Mangin, M. L.

I. Propriétés et réactions des composés pectiques. (Journal de Botanique. T. VI. 1892. S. 206 ff.)

II. Recherches sur les composés pectiques. (Journal de Botanique. T. VII. 1893. S. 37 ff.)

III. Sur les réactifs iodés de la cellulose. (Bull. soc. bot. de France. T. 35. 1888. S. 421 ff.)

Mer, E.

I. Du développement des sporanges et des spores dans l'*Isoëtes lacustris*. (Bull. soc. bot. de France. T. 28. 1881. S. 109.)

II. De l'influence des saisons sur la végétation et la réproduction de l'*Isoëtes lacustris*. (Bull. soc. bot. de France. T. 28. 1881. S. 72 ff.)

Mettenius, G.

I. Ueber *Azolla*. (Linnaea. Bd. 20. 1847. S. 259 ff.)

II. Berichtigung. (Botanische Zeitung. Bd. 6. 1848. S. 688 ff.)

III. Beiträge zur Botanik. Heft I. Heidelberg 1850.

Motelay, L. et Vendryès.

I. Monographie des Isoëteae. (Actes de la société Linnéenne de Bordeaux. T. 36. 1882. S. 309 ff.)

Müller, Karl.

I. Zur Entwicklungsgeschichte der Lycopodiaceen. (Botanische Zeitung. Bd. 4. 1846. S. 521 ff.)

II. Geschichte der Keimung von *Isoëtes lacustris*. (Botanische Zeitung. Bd. 6. 1848. S. 297 ff.)

Nägeli, C.

I. Die Stärkekörner. (Pflanzenphysiol. Untersuchungen. Heft 2. 1858.)

Pfeffer, W.

I. Pflanzenphysiologie. 2. Aufl. Bd. I. 1897.

II. Die Entwicklung des Keimes der Gattung *Selaginella*. (Botan. Abhandlungen, herausgegeben von J. Hanstein. Bd. I. 1870.)

Rabenhorst, L.

I. Deutschlands Kryptogamen-Flora. Bd. II. 1845.

Reinhardt, M. O.

I. Plasmolytische Studien zur Kenntniss des Wachsthums der Zellmembran. (Sonderabdruck aus der Festschrift für Schwendener. 1899.)

Reiss, R.

I. Ueber die Natur der Reservecellulose und über ihre Auflösungsweise bei der Keimung der Samen. (Landwirthsch. Jahrb. Bd. 18. 1889. S. 711 ff.)

Roeper, J.

I. Zur Flora Mecklenburgs. Theil I. 1843.

Rosenberg, O.

I. Physiologisch-cytologische Untersuchungen über *Drosera rotundifolia*. Upsala 1899.

Russow, E.

I. Vergleichende Untersuchungen betreffend die Histologie u. s. w. der Leitbündel-Kryptogamen. (Mém. de l'acad. impér. des sciences St. Pétersbourg. Sér. VII. T. XIX. 1872. Heft 1.)

Sachs, J.

I. Lehrbuch der Botanik. 4. Aufl. 1874.

Schleiden, M. J.

I. Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik. 2. Aufl. 1845/46. Bd. II.

Schulze, E.

I. Zur Chemie der pflanzlichen Zellmembranen. II. Abhdlg. (Zeitschr. f. physiolog. Chemie. Bd. 16. 1892. S. 387 ff.)

II. Zur Chemie der pflanzlichen Zellmembranen. III. Abhdlg. (Ebenda. Bd. 19. 1894. S. 38 ff.)

Smith, R. Wilson.

I. The structure and development of the sporophylls and sporangia of *Isoëtes*. (Botanical Gazette. Vol. XXIX. 1900. S. 225 ff.; S. 297 ff.)

Spring, A.

I. Monographie de la famille des Lycopodiacées. II. (Mémoires de l'Académie royale de Belgique. T. 24. 1850. S. 1 ff.)

Strasburger, E.

I. Ueber Zellbildung und Zelltheilung. 2. Aufl. 1876.

II. Zellbildung und Zelltheilung. 3. Aufl. 1880.

III. Ueber den Bau und das Wachsthum der Zellhäute. 1882.

IV. Ueber Kern- und Zelltheilung im Pflanzenreiche. (Histolog. Beiträge. Heft I. 1888.)

V. Ueber das Wachsthum vegetabilischer Zellhäute. (Histologische Beiträge. Heft 2. 1889.)

VI. Die pflanzlichen Zellhäute. (Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 31. 1898. S. 511 ff.)

Tschistiakoff, J.

I. Notice préliminaire sur l'histoire du développement des sporanges et des spores de l'*Isoëtes Durieui* Bory. (Nuovo giornale botanico italiano. Vol. V. 1873. S. 207 ff.)

II. Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. (Botanische Zeitung. Bd. 33. 1875. S. 1 ff.)

Vines, S. H.

I. On the systematic position of *Isoëtes* L. (Annals of botany. Vol. II. 1888. S. 117 ff.)

Wahlenberg.

I. Flora Lapponica. 1812.

II. Plantae tetradidymae, ordinem naturalem Filicibus proximum constituentes. (Nova acta Regiae societat. Upsaliensis. Vol. VII. 1815. S. 163 ff.)

Wiesner, J.

I. Untersuchungen über die Organisation der vegetabilischen Zellhaut. (Sitzungsber. der math. nat. Kl. der Akad. d. Wiss. Wien. Bd. 93. Abth. I. S. 17 ff.)

II. Die Elementarstructur und das Wachsthum der lebenden Substanz. Wien 1892.

Wille, N.

I. Ueber die Entwicklungsgeschichte der Pollenkörner der Angiospermen. Christiania 1886.

Wisselingh, C. van.

I. Mikrochemische Untersuchungen über die Zellwände der Fungi. (Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 31. 1898. S. 619 ff.)

Zacharias, E.

I. Ueber Entstehung und Wachsthum der Zellhaut. (Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 20. 1889. S. 107 ff.)

II. Ueber das Wachsthum der Zellhaut bei Wurzelhaaren. (Flora. Bd. 74. 1891. S. 466 ff.)

III. Ueber Bildung und Wachsthum der Zellhaut bei *Chara foetida*. (Ber. deutsch. bot. Gesellsch. Bd. 8. 1890. S. [56] ff.)

Zimmermann, A.

I. Die botanische Mikrotechnik. 1892.

## Figuren-Erklärung.

Alle Figuren sind mit Hülfe des Abbe'schen Beleuchtungsapparates entworfen. Es bedeutet auf beiden Tafeln: *per* Perispor, *ex* Exospor, *mes* Mesospor, *end* Endospor; Z. Zeiss.

### Tafel I.

*Isoëtes Durieui* Bory.

Fig. 1. Mikrotomquerschnitt durch die Wand der reifen Makrospore, eine der Scheitelleisten (*Sch*) quer getroffen, in Wasser. *pl* Plasma. Z. 2 D. Vergr. 360.

Fig. 2. Optischer Querschnitt durch das Kieselskelett der Makrosporenwand, in Glycerin. Z. 3 C. Vergr. 240.

Fig. 3. Flächenansicht eines Stückes des getüpfelten Mesospors von der Basalfläche einer reifen Makrospore. Die stark gekörnelten, zu einem Netzwerk verbundenen Linien (*n*) entsprechen dem Leistennetz des Peri- und Exospors. Z. 2 D. Vergr. 360.

Fig. 4. Drei Mesosportüpfel in Flächenansicht stärker vergrössert. Z. 2 W J 2. Vergr. 880.

Fig. 5. Mikrotomquerschnitt durch einen Tüpfel einer halbreifen Spore, in verdünntem Glycerin. Endospor etwas gequollen. Winkel II homog. Imm. $^1/_{14}$.

Fig. 6. Medianer Längsschnitt durch ein ganz jugendliches Blatt mit Makrosporangienanlage (vergl. Text S. 18.). Mit dem Mikrotom geschnitten, mit Haemalaun gefärbt, in Canadabalsam eingeschlossen. *Sp* Sporangienanlage, *V* Velum, *L* Ligula. Z. 2 D. Vergr. 360.

*Isoëtes lacustre* L.

Fig. 7. Ganz jugendliche Makrosporenmutterzelle noch in festem Verbande mit den übrigen Zellen der Sporangienanlage. Mit Haemalaun gefärbter Mikrotomschnitt. *SW* Sporangienwand. Z. 2 D. Vergr. 360.

Fig. 8. Etwas ältere Makrosporenmutterzelle. Kern umgeben von zahlreichen Stärkekörnern. Mikrotomschnitt, mit Haemalaun gefärbt, mit Jodwasser nachbehandelt. Z. 2 D. Vergr. 360.

Fig. 9. Wie Fig. 8. Stärkemantel im Längsschnitt. Z. 2 D. Vergr. 360.

Fig. 10. Querschnitt durch eine ältere Sporangienanlage, in physiologischer Kochsalzlösung: Makrosporenmutterzelle mit zwei Stärkeklumpen; die Tapetenzellen haben sich von ihr abgehoben, einige (links oben) scheinbar isolirt; bei tieferer Einstellung konnte ich ihre Verbindung mit den übrigen feststellen. Z. 2 D. Vergr. 360.

Fig. 11. Lebende Mutterzelle, in physiologischer Kochsalzlösung. Die beiden Stärkeklumpen sind im Begriff sich zu theilen (vergl. Text S. 21). Z. 2 D. Vergr. 360.

Fig. 12. Mitte einer der Stärkekornreihen, kurz nach dem Auseinanderweichen der Körnchen (vergl. Text S. 21); gezeichnet an einer lebenden Spore in physiologischer Kochsalzlösung. Z. 2 F. Vergr. 880.

Fig. 13 und 14. Zwei aufeinander folgende Mikrotomschnitte durch eine in Theilung begriffene Makrosporenmutterzelle mit einer der Spindeln der zweiten Kerntheilung. *pr* primäre, *sek* secundäre Mutterzellmembran etwas gequollen. *St* Stärkeklumpen (vergl. Text S. 22). Gefärbt mit Haemalaun. Z. 1 F. Vergr. 685.

Fig. 15. Lebende Makrosporenmutterzelle in physiologischer Kochsalzlösung. Es sind die Zellplatten zwischen den Stärkeklumpen gebildet. *pr* primäre, *sek* secundäre Verdickungsschicht der Mutterzelle. Z. 2 D. Vergr. 360.

Fig. 16. Lebende Mutterzelle in physiologischer Kochsalzlösung: Specialmutterzellmembranen zum grössten Theil ausgebildet, zwischen ihnen die Mittellamellen. Z. 2 D. Vergr. 360.

Fig. 17. Optischer Querschnitt einer fertig ausgebildeten Specialmutterzellmembran mit den charakteristischen Verdickungen (vergl. Text S. 23) von einer lebenden Mutterzelle, in physiologischer Kochsalzlösung. Z. 2 F. Vergr. 660.

Fig. 18. Mikrotomschnitt durch die Wand einer etwas älteren Mutterzelle mit der Anlage des Exospors. Z. 2 F. Vergr. 880.

Fig. 19. Desgl., etwas älter. Aussen an den Exosporvorsprüngen sind Fortsätze sichtbar (vergl. Text S. 26 ff.). Z. 2 F. Vergr. 880.

Fig. 20. 2,5 μ dicker Mikrotomschnitt durch eine etwas ältere Sporenmembran. Das Exospor beginnt sich zu spalten, das Mesospor ist schon vorhanden. Die Specialwand nicht gezeichnet. Z. 2 W J 2. Vergr. 880.

Fig. 21. Optischer Querschnitt durch eine etwas ältere Sporenwand. Durch Quellung der nicht gezeichneten Specialwand ist das Perispor an den Exosporvorsprüngen in lange Strahlen ausgezogen. Z. 2 W J 2. Vergr. 880.

### *Isoëtes Durieui* Bory.

Fig. 22. Optischer Querschnitt durch eine in Kupferoxydammoniak liegende Makrosporenmutterzelle, in der die Anlage des Exospors begonnen hat. Das Plasma hat sich contrahirt. Innerhalb der primären (*pr*) ist die secundäre (*sek*) Verdickungsschicht der Mutterzelle sichtbar. Z. 2 F. Vergr. 660.

Fig. 23. Optischer Querschnitt durch eine Sporenwand mit gespaltenem Exospor und der Anlage des Perispors. Die etwas gequollene Specialwand ist nicht gezeichnet. Z. 2 F. Vergr. 880.

Fig. 24. Dieselbe Sporenwand nach Zusatz von verdünnter Kalilauge. Das Perispor an den Exosporvorsprüngen durch die beträchtliche Quellung der Specialwand zu langen Strahlen ausgezogen. Z. 2 F Vergr. 880.

Fig. 25. Optischer Durchschnitt durch eine Tetrade, zwei fertile und eine sterile Sporenanlage getroffen. Durch die Quellung der Specialwände ist das Perispor von den Randkanten der Sporen weit nach den Seiten hin ausgezogen. In physiologischer Kochsalzlösung. Z. 2 D. Vergr. 360.

### *Isoëtes lacustre* L.

Fig. 26. Optischer Durchschnitt durch eine jugendliche Spore, in der sich die Wand von dem abgerundeten Plasmakörper abgehoben hat (vergl. Text S. 31 ff.). Links von dem Plasmakörper in dem Hohlraum ein Körnchen, das in lebhafter Brown'scher Molecularbewegung begriffen war (vergl. Text S. 32). Specialwand stark gequollen. In physiolog. Kochsalzlösung. Z. 2 D. Vergr. 360.

Fig. 27. Makrosporenmutterzelle in demselben Stadium wie in Fig. 16. Zum Vergleich mit den Fig. 29—32 schwächer vergrössert. Z. 2 A. Vergr. 80.

Fig. 28. Desgl. Makrospore in dem Stadium von Fig. 26. Z. 2 A. Vergr. 80.

Fig. 29 und 30. Jugendliche Makrospore in optischem Längs- und Querschnitt mit Membran, die weit von dem kleinen, bläschenartigen Plasmakörper abgehoben ist (vergl. Text S. 31 ff.). In physiolog. Kochsalzlösung. Z. 2 A. Vergr. 80.

### *Isoëtes Durieui* Bory.

Fig. 31 und 32. Jugendliche Makrosporen. Das von dem Perispor umgebene Exospor vom Mesospor, dieses vom Plasmakörper (*pl*) abgehoben. In physiolog. Kochsalzlösung. Z. 2 A. Vergr. 80.

## Tafel II.

### *Selaginella helvetica* Lk.

Fig. 1. Mikrotomquerschnitt durch eine ganz jugendliche Makrosporangienanlage. *W* Wandschicht, *tap* Tapete, *sp* sporogenes Gewebe. Die fertile Mutterzelle vor den inhaltsarmen sterilen ausgezeichnet. Z. 2 F. Vergr. 880.

Fig. 2. Mikrotomschnitt durch ein etwas älteres Sporangium. Die Mutterzellen haben sich von einander und von der Tapete isolirt. Z. 2 W J 2. Vergr. 880.

Fig. 3. Makrosporenmutterzelle, das Plasma hat innerhalb der primären (*pr*) die secundäre (*sek*) Verdickungsschicht gebildet. Z. 2 W J 2. Vergr. 880.

Fig. 4. Lebende Mutterzelle, hat sich in die Specialmutterzellen getheilt. Z. 2 F. Vergr. 880.

Fig. 5. Mikrotomschnitt durch eine Tetrade, in der das Exospor angelegt wird. Die Mutterzelle ist von Gerinnseln eingehüllt (vergl. Text S. 46 ff.). Z. 2 F. Vergr. 880.

Fig. 6. Mikrotomquerschnitt durch eine jugendliche Makrospore. Innerhalb des Exospors ist das Mesospor gebildet. Die Specialwand ist nicht gezeichnet. Z. 2 W J 2. Vergr. 880.

Fig. 7. Etwas ältere Tetrade, lebend in physiolog. Kochsalzlösung. Exospor gespalten (vergl. Text S. 42), Specialmutterzellwände etwas gequollen. Z. 2 F. Vergr. 880.

Fig. 8. Etwas ältere Makrospore, deren Häute sich von einander und vom Plasmakörper abheben. Mikrotomschnitt, Specialwände nicht gezeichnet. Z. 2 F. Vergr. 880.

Fig. 9 und 10. Jugendliche Makrosporen im optischen Quer- und Längsschnitt. Exospor weit vom Mesospor, dieses weit von der Plasmablase abgehoben (vergl. Text S. 44 ff.). *pl* Plasmablase, *K* Kern mit Nucleolus. Lebend in physiolog. Kochsalzlösung. Z. 2 D. Vergr. 360.

Fig. 11. Makrospore in etwas älterem Stadium wie in Fig. 8, aber schwächer vergrössert zur Beurtheilung des Wachsthums der Sporen (Fig. 9, 10, 12). Z. 2 D. Vergr. 360.

Fig. 12. Mikrotomlängsschnitt durch eine halbreife Makrospore, in der sich die infolge der Fixirung etwas geschrumpfte Plasmablase wieder ausdehnt. Zwischen Exo- und Mesospor ist ein »Verbindungsbalken« stehen geblieben; ausserdem zwischen diesen Häuten hyaline Gerinnungsmassen, zwischen Mesospor und Plasmablase einzelne Gerinnsel. *sp* Specialwand. Z. 2 D. Vergr. 360.

Fig. 13. Makrosporenmutterzelle in demselben Stadium wie Fig. 5. Z. 2 D. Vergr. 360.

Fig. 14. Mikrotomschnitt durch die Wand der reifen Makrospore. *Sch* Scheitelkante. Z. 2 D. Vergr. 360.

### *Selaginella spinulosa* A. Br.

Fig. 15. Optischer Querschnitt durch eine jugendliche Makrospore, in der sich die Wand von dem läschenförmigen Plasma (*pl*) abgehoben hat. Z. 2 D. Vergr. 260.

Fig. 16. Desgl. Optischer Längsschnitt durch eine etwas jüngere Spore mit Basaltüpfel. Fig. 15 und 16 lebend in physiolog. Kochsalzlösung. Z. 2 D. Vergr. 360.

Fig. 17. Querschnitt durch den Basaltüpfel einer älteren Spore. Z. 2 D. Vergr. 360.

Fig. 18. Getheilte Makrosporenmutterzelle. In physiolog. Kochsalzlösung. Z. 2 F. Vergr. 880.

Fig. 19. Mikrotomschnitt durch eine Tetrade. Exospor schon vorhanden. Z. 2 W J 2. Vergr. 880.

Fig. 20. Desgl. durch eine ältere Tetrade. Die Sporenwand hebt sich vom Plasma ab. Z. 2 W J 2. Vergr. 880.

### *Selaginella Martensii* Spr.

Fig. 21. Mikrotomquerschnitt durch ein jugendliches Makrosporangium. In der fertilen Mutterzelle hat die Bildung des Exospors begonnen. Z. 2 D. Vergr. 360.

Fig. 22. Mikrotomquerschnitt durch ein noch unreifes, aber schon ziemlich grosses Sporangium, behandelt mit Jodchlorcalcium. Exo- und Mesospor der Makrosporen von dem winzigen Plasmakörper abgehoben. Zwischen Mesospor und Plasma Gerinnsel, nicht zwischen Meso- und Exospor. *Sp* Specialwand, *pl* Plasma, *k* Kern mit Nucleolus, *G* Gerinnsel, *T* Tapete, *SW* Sporangienwand. Zwischen Specialmutterzellmembran und Tapetenzellen die geronnenen Substanzen des Sporangiumhohlraumes (*Q*) (vergl. Text S. 46 ff.). Z. 2 D. Vergr. 360.

Fig. 23. Mikrotomlängsschnitt durch eine etwas ältere Spore, behandelt mit Jodchlorcalcium. Nur ein kleines Stück der noch vollständig erhaltenen Specialmutterzellmembran ist gezeichnet. Zwischen Exo- und Mesospor sind hyaline Gerinnungsmassen vorhanden. Z. 2 D. Vergr. 360.

Fig. 24. Lebende Makrospore in ähnlichem Entwicklungsstadium wie die in Fig. 23, im optischen Längsschnitt. Z. 2 D. Vergr. 360.

*Selaginella Galeottii* Spr.

Fig. 25. Optischer Längsschnitt durch eine ganz jugendliche lebende Makrospore. Exo- und Mesospor ausgebildet. Z. 2 F. Vergr. 880.

Fig. 26. Desgl. durch eine etwas ältere Spore, Exo- und Mesospor haben sich getrennt. Exospor aussen noch ganz glatt, in zwei Schichten differenzirt. Z. 2 F. Vergr. 880.

Fig. 27. Nicht vollständig medianer Mikrotomlängsschnitt durch eine sehr viel ältere Tetrade. Mit Rutheniumroth gefärbt, in Glycerin. *sp* Specialwand, *pl* Plasma. Zwischen Exo- und Mesospor, zwischen diesem und der winzigen Plasmablase hyaline Gerinnungsmassen. Z. 2 D. Vergr. 360.

Fig. 28. Genau medianer Längsschnitt durch den kleinen, von seiner Gerinnungsmasse umgebenen Plasmakörper. Z. 2 D. Vergr. 360.

# Lebenslauf.

Ich, Johannes Fitting, wurde am 23. April 1877 in Halle a. S. als Sohn des Geh. Justizrathes Professor Dr. jur. Hermann Fitting geboren. Meine Vorbildung erhielt ich auf dem Stadtgymnasium meiner Vaterstadt, das mich am 22. März 1895 mit dem Zeugniss der Reife entliess.

Ich bezog nun, Ostern 1895, die vereinigte Friedrichs-Universität Halle-Wittenberg, um Naturwissenschaften zu studiren. Im Herbst 1896 siedelte ich nach Strassburg i. E. über, genügte bis zum 1. October 1897 meiner militärischen Dienstpflicht und setzte an der Kaiser-Wilhelms-Universität daselbst meine Studien fort.

Meine Lehrer waren folgende Herren, in Halle: Dorn, v. Fritsch, Grenacher, Kraus, v. Liszt, Luedecke, Schenck, Schulz, Volhard, Wangerin; in Strassburg: Benecke, Döderlein, Fittig, Goette, Jost, Graf zu Solms-Laubach, Tornquist.

Allen diesen Herren, insbesondere Herrn Professor Graf zu Solms-Laubach, spreche ich an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank aus für alle Belehrung und Anregung, womit sie meine Studien gefördert haben.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.